# Beiträge zur Anatomie und Systematik der Rhipsalideen.

---

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

einer

hohen naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von

**Friedrich Kummer,**
aus Mühlacker.

BIBLIOTHEEK RIJKS UNIV. LEIDEN

---

Tübingen
Druck von H. Laupp jr.
1919.

Von der Fakultät angenommen am 8. März 1913.

## Vorwort.

In der botanischen Systematik dienten lange nur rein morphologische Eigenschaften, besonders die der Blüten und Früchte, zur Charakterisierung und Einteilung der einzelnen Arten und Familien. Die anatomischen Merkmale, die doch eng mit den morphologischen zusammenhängen, wurden nicht berücksichtigt, sondern immer getrennt behandelt.

Einer der ersten, die in Deutschland anatomische Merkmale mit der Systematik in Zusammenhang brachten, war Vöchting. In seiner Rhipsalideenarbeit (1874) zeigte er, daß 1. jede Rhipsalisart ihre spezifischen anatomischen Merkmale besitzt und daß 2. diese zur Einordnung der einzelnen Arten innerhalb der Gruppe mit gutem Erfolg zu verwerten sind. Vor allem erwies sich bei den Rhipsalideen der Bau des Hautgewebes von hoher systematischer Bedeutung, indem Arten, die in ihrem morphologischen Aufbau übereinstimmen, auch eine große Gleichmäßigkeit in dem Bau der Epidermis besitzen.

In der Folge entstanden auf diesem Gebiete zahlreiche Arbeiten, wobei sich besonders Radlkofer, Vesque u. a. um diese Methode verdient machten. Sie verwandten in ähnlicher Weise die anatomischen Merkmale zur Charakterisierung und Einteilung von einzelnen Arten und Familien. Durch diese Erfolge hat sich die anatomische Methode in der Systematik einen dauernden Platz errungen, wenn sie auch, wie schon von Anfang an zu erwarten war, mehr für die Charakteristik der einzelnen Art, als für die der Familie von Bedeutung ist.

Da nun gerade in der Gruppe der Rhipsalideen seit der Arbeit Vöchtings viele neue Arten, besonders auch solche aus der alten Welt, bekannt geworden sind, gab mir Herr Prof. Dr. v. Vöchting die Anregung zu vorliegender Arbeit. Sie gliedert sich in 2 Teile. Zunächst soll gezeigt werden, wie sich eine anatomische Charakterisierung der äußerlich oft schwer auseinander zu haltenden Arten durchführen läßt, dann soll weiter untersucht werden, in welcher Weise sich die so gewonnenen Merkmale in systematischer Hinsicht verwerten lassen.

Das Material zu vorliegender Untersuchung wurde zum großen Teil der reichen Sammlung des Tübinger botanischen Gartens entnommen. Die übrigen Arten wurden in liebenswürdiger Weise von dem Berliner botanischen Garten und dem Berliner botanischen Museum zur Verfügung gestellt, wofür auch an dieser Stelle Herrn Geh.-Rat Prof. Dr. Engler und Herrn Prof. Dr. Urban der verbindlichste Dank ausgesprochen werden soll.

I. Teil.

# Lepismium Pf.

## Lepismium Warmingianum K. Sch.

Diese Art hat große Aehnlichkeit mit Lep. lineare. Die Epidermiszellen sind in unregelmäßigen breiten Reihen angeordnet. Besonders zeigen auch die Nebenzellen der vertikal gerichteten Spaltöffnungen eine Streckung in der Längsachse des Sprosses. In der Innenwand der Epidermiszellen finden sich ovale Cuticularknötchen. Das Hypoderma ist einschichtig und besteht aus kleinen dickwandigen Zellen.

Die Rindenbündel tragen einen sehr kräftigen Hartbastbeleg. Der starke Holzkörper umschließt ein kleines Mark.

## Lep. lineare K. Sch.

Die Epidermiszellreihen sind im Vergleich mit der vorigen Art etwas schmäler und regelmäßiger angeordnet. Die Epidermiszellen besitzen auch in der Innenwand Cuticularknötchen.

Der übrige Bau ist entsprechend wie der von Lep. Warmingianum. Es stehen sich also diese beiden Formen sehr nahe.

## Lep. gonocarpum Web.

Mit den vorhergehenden Arten verglichen sind die Epidermiszellen nicht so regelmäßig angeordnet. Die Spaltöffnungen mit ihren Nebenzellen haben hier mehr Breiten- als Längenausdehnung. Das einschichtige Hypoderma ist dünnwandig. Die Rindenbündel führen wenig Hartbast. Der kräftige Holzkörper besitzt viel Hartbast.

## Rhipsalis. Gärtn.
## Teretes. — Homoiomerae.

### Rh. pilocarpa Loefgr.

Diese Art fällt durch zahlreiche in dichtgedrängten Areolen stehende Borsten auf. Sie erscheint dadurch wie mit langen Haaren bedeckt. Ihre Epidermis zeigt an verschiedenen Stellen eine etwas wechselnde Ausbildung. An einzelnen Orten liegen die sehr großen Epidermiszellen in einer Ebene. Um jede Spaltöffnung bildet sie eine kleine ringförmige Einsenkung, in deren Mitte die Spaltöffnung in gleicher Höhe mit der übrigen Epidermis liegt. An anderen Stellen jedoch verlaufen in ihr kleine unregelmäßig gerichtete Furchen, die im Querschnitt als Einsenkungen erscheinen.

Das Hypoderma ist durch eine einschichtige, dünnwandige Zellage vertreten.

Ungefähr 2—3 Zellschichten darunter, findet sich ein Ring von etwa 60 isolierten Bastbündeln, die aus je 4—12 Fasern bestehen. Die einzelnen Bastbündel verschmelzen vielfach seitlich miteinander, so daß sie im ganzen ein Netzwerk in der äußeren Rinde darstellen.

Die Rindenbündel führen keinen Hartbast. Es ist aber trotzdem durch den eben erwähnten Bastbündelring für eine starke Versteifung des Sprosses gesorgt.

Der Holzkörper ist schwach entwickelt und wird aus einzelnen isoliert stehenden Bündeln gebildet, die wenig Hartbast besitzen. Er umschließt ein kleinzelliges Mark von geringem Durchmesser, das wie die Rinde Schleimzellen enthält.

### Rh. Novaësii Loefgr.

Die jungen längeren Sprosse dieser Art erinnern mit ihren zahlreichen Borsten ganz an Cereusarten aus der Gruppe der Flagriformes.

Die Epidermis ist im allgemeinen eben und ihre polygo-

nalen Zellen zeigen keine Reihenanordnung. An einzelnen Stellen ist die Oberfläche etwas gewellt, doch nur so wenig, daß die vorherrschende ebene Zellenanordnung kaum gestört ist.

Die Spaltöffnungen liegen alle in gleicher Höhe mit der übrigen Epidermis.

Für diese Art ist besonders das Hypoderma charakteristisch, das in einer bedeutenden Stärke entwickelt ist. Es besteht aus einer 3- 4schichtigen Zellage, deren reich getüpfelte, stark verdickte Wände Einlagerungen von rhombenförmigen Einzelkristallen aus Calciumoxalat enthalten. Es bildet um den Sproß einen festen Zylindermantel, der nur durch die Atemhöhlen durchbrochen wird.

Die Rindenbündel sind schwach entwickelt und führen wenig Hartbast. Trotzdem besitzt der hauptsächlich auf Biegungsfestigkeit beanspruchte Sproß, durch den Hypodermamantel eine große Festigkeit. Auch der Holzkörper, der nur wenig Hartbast führt, ist schwach entwickelt. Er umschließt ein kleinzelliges Mark von geringem Durchmesser.

### Rh. puniceo-discus G. A. L.

Die Epidermiszellen dieser Art sind in Reihen von meist 2 Zellbreiten angeordnet. Zum Unterschied von Rh. chrysocarpa endigen diese Reihen rechtwinklig. Die Spaltöffnungen ragen sehr wenig über die Nachbarzellen empor.

Das Hypoderma ist 2 schichtig, dickwandig. Die schwachen Rindenbündel führen nur wenige Hartbastzellen, während der Holzkörper einen starken Hartbastbelag besitzt. Das kleinzellige Mark hat nur einen geringen Durchmesser.

### Rh. chrysocarpa, hort.

Diese zierliche leicht gebaute Art hat eine ebene Epidermis, deren Zellen in Reihen von meist 2 Zellbreiten angeordnet sind. Jede dieser Reihen bildet sich aus einer Reihe von Mutterzellen. In fertigem Zustande liegt die Mitte einer solchen Reihe etwas höher als die Seiten. Dies verursacht, daß auch auf dem Querschnittsbild die Reihenbildung zum

Vorschein kommt. — Ein Umstand, durch den sie sich von R. puniceo-discus unterscheidet, ist, daß die Enden der Reihen meist dreieckig abgerundet erscheinen.

Hier liegen die Spaltöffnungen etwas höher als die unmittelbar angrenzenden Nachbarzellen.

Das großzellige Hypoderma ist meist 2schichtig und dickwandig. Nur an den Stellen, wo die großen Schleimzellen bis dicht an das Hypoderma treten, ist es einschichtig.

Die Rindenbündel führen nur wenig Hartbastzellen. Dagegen hat der Holzkörper einen kräftigen Hartbastbeleg. Das kleinzellige Mark ist von geringem Durchmesser.

### Rh. fovealata Web.

Die Epidermiszellen sind nur an einzelnen Stellen in Reihen angeordnet, an andern lassen sie von Reihenanordnung nichts mehr erkennen. Die Spaltöffnungen liegen in gleicher Höhe mit der übrigen Epidermis.

Das dickwandige Hypoderma ist 1—2 Zellagen dick.

Die Rindenbündel führen viel Hartbast, dessen Zellen wie die des Holzkörpers einen großen polygonalen Querschnitt besitzen.

Der kräftig gebaute Holzkörper umschließt ein großzelliges Mark von 3—5 Zellen Durchmesser.

### Rh. Wettsteinii K. Sch.

Diese zierliche aber kräftig gebaute Art besitzt eine ebene Epidermis mit starker Cuticula, deren meist viereckige Zellen in Reihen angeordnet sind, die sehr regelmäßig in der Längsrichtung des Sprosses verlaufen. Die Spaltöffnungen liegen in gleicher Höhe mit der Epidermis.

Das einschichtige Hypoderma ist dünnwandig. Ungefähr 3 Zellagen unter diesem befindet sich ein Ring aus 20—25 kräftigen Bastbündelgruppen, die auch wie bei Rh. pilocarpa ein Netzwerk bilden. Dazu kommt, daß die Rindenbündel auch einen starken Hartbastbeleg besitzen, so daß dadurch die große Festigkeit dieser Art bedingt wird.

Der Holzkörper ist kräftig entwickelt und hat auch viel Hartbast. Er umschließt ein großzelliges Mark.

### Rh. clavata Web.

Es zeigt diese Art eine schwache Differenzierung in Kurz- und Langsprosse, die aber nur in der schwächeren Entwicklung des Holzkörpers bei den Endgliedern zum Ausdruck kommt. Die sonstigen Eigentümlichkeiten sind für alle Sprosse gleich.

Die ebene Epidermis besteht aus regelmäßig in Reihen angeordneten polygonalen Zellen, die mit einer starken Wand versehen sind. Die Spaltöffnungen liegen in gleicher Höhe mit der umgebenden Epidermis.

Das dünnwandige Hypoderma ist einschichtig. In der Rinde finden sich große dickwandige mit Tüpfeln versehene Parenchymzellen, die meist Stärke enthalten.

Die Rindenbündel führen wenige Hartbastzellen. Der Holzkörper ist kräftig entwickelt.

### Rh. Glaciovii K. Sch.

In dieser Art begegnet uns in der Gruppe der Teretes die erste mit Vorhöfen versehene Form. Die mit starker Cuticula ausgerüsteten Epidermiszellen liegen in einer Ebene und zeigen an einzelnen Stellen Reihenanordnung. Die Spaltöffnungen liegen am Grunde von tiefen runden Vorhöfen. Die Wände des zweischichtigen Hypodermas sind wenig verdickt. In der Rinde finden sich vereinzelt dickwandige Parenchymzellen.

Die Rindenbündel sind mit wenig Hartbast versehen.

Der kräftige Holzkörper umgibt ein großes Mark, dessen Zellen gleichmäßig verdickt und mit Tüpfeln ausgestattet sind.

### Rh. pulvinigera G. A. L.

Die Epidermis ist eben und besitzt eine sehr dicke Cuticula. Die Zellen liegen meist in viereckigen Gruppen beieinander. Am Grunde der fast runden oder ovalen Vorhöfe finden sich die Spaltöffnungen.

Das zweischichtige Hypoderma besteht aus großen flachen dickwandigen Zellen.

Die Rindenbündel führen fast keinen Hartbast. Der zwar kleine aber durch kräftige Holzbildung ausgezeichnete Bündelkörper umschließt ein Mark von geringem Durchmesser.

Die hier besonders großen Schleimzellen erstrecken sich oft durch den halben Rindendurchmesser.

### Rh. gibberula Web.

Diese Art ist im inneren Aufbau der vorigen ähnlich. Sie besitzt aber etwas größere Epidermiszellen und Vorhöfe, die quer zur Längsachse des Sprosses in die Breite gezogen erscheinen. Außerdem senken sich ihre Vorhöfe ganz allmählich ein, während die von Rh. pulvinigera sich plötzlich in die Tiefe absetzen.

Das zwei- bis dreischichtige Hypoderma ist dickwandig und besteht aus großen flachen Zellen.

Die Rindenbündel weisen fast keinen Hartbast auf. Der Bündelkörper ist infolge der starken Entwicklung von Holzzellen kräftig gebaut. Das kleine Mark besteht aus etwas verdickten Zellen.

Die häufig zusammenfließenden Schleimzellen erreichen eine bedeutende Größe.

### Rh. spec. Wercklé.

Diese ohne nähere Angaben aus dem Berliner botanischen Garten erhaltene Art besitzt stumpfkantige oder fast runde Sprosse. Die Epidermis dieser Glieder ist nicht eben wie bei den vorhergehenden Arten, sondern unregelmäßig gewellt. Die mit starker Cuticula versehenen Epidermiszellen sind meist in viereckigen Zellkomplexen angeordnet. Die Spaltöffnungen liegen am Grunde von tiefen ovalen Vorhöfen.

Das zweischichtige Hypoderma besteht aus großen verdickten Zellen. Die Rindenbündel führen nur sehr wenig Hartbast. Dagegen besitzt der kräftige Holzkörper einen festen

Hartbastbeleg. Das Mark hat geringen Durchmesser und besteht aus kleinen verdickten Zellen.

### Rh. tucumanensis Web.

Diese Art bildet den Uebergang zu der folgenden Unterabteilung, indem ihre Epidermis an verschiedenen Stellen verschiedenen Aufbau besitzt. An manchen Orten ist die Epidermis eben und die Spaltöffnungen liegen wie bei Rh. pulvinigera in tiefen Vorhöfen von ovaler Gestalt. Dadurch schließt sich also diese Art an Rh. pulvinigera und Rh. gibberula an. An andern Stellen jedoch wird der Bau der Epidermis durch auftretende Furchen unregelmäßig. Zunächst treten örtlich in der Längsrichtung verlaufende Tälerzüge auf, die an die Epidermis von Rh. funalis erinnern. Dann zeigen sich aber auch von den Spaltöffnungen ausgehende, nach allen Richtungen strahlende Furchen. In den so erzeugten Höhenzügen sind schon Tangentialteilungen in der Epidermis zu erkennen.

Das zwei- bis dreischichtige Hypoderma ist großzellig, dickwandig und mit zahlreichen Tüpfeln versehen. Die Rindenbündel führen keinen oder wenig Hartbast. Auch der schwach entwickelte Bündelring besitzt wenig Hartbast. Die Zellen des kleinzelligen Marks werden im Alter verdickt.

### Rh. Lindbergiana K. Sch.

Diese Art schließt sich an die von Vöchting untersuchten Rh. funalis und Rh. floccosa an. Wie bei diesen weist ihre Epidermis Täler- und Höhenzüge auf, die aber auf längere Strecken verlaufen wie bei jenen. Die Vorhöfe sind rundlich dreieckig, und schärfer begrenzt, als bei den andern hieher gehörenden Arten.

Das Hypoderma ist zweischichtig dünnwandig. Die Rindenbündel führen viel Hartbast, dessen Zellen polygonalen Querschnitt haben. In der Rinde sind große dickwandige Parenchymzellen in mäßiger Zahl vorhanden.

Der kräftige viel Hartbast führende Holzkörper umschließt ein großes Mark, dessen Zellen gleichmäßig verdickt sind.

### Rh. Neves-Armondii K. Sch.

Die nun folgenden Arten gehören zu dem Typus, der bei Vöchting durch Rh. Cassytha und Rh. conferta dargestellt wird. Die Epidermis der kräftigen Sprosse von Rh. Neves-Armondii besteht aus Täler- und Höhenzügen, die ziemlich regelmäßig angeordnet sind. In den Höhenzügen treten keine Tangentialwände auf. Auf diesen Zügen verlaufen selbst wieder unregelmäßige Furchen, die der ganzen Epidermis ein eigentümliches Aussehen verleihen. Die Spaltöffnungen liegen auf den Höhenzügen.

Das Hypoderma besteht aus einer dreischichtigen Zelllage. Die kleinen, dickwandigen Zellen enthalten besonders in der obersten Schicht rhomboëdrische Calciumoxalatkristalle in der Wand eingelagert.

Die Rindenbündel führen wenig Hartbast. Der Holzkörper ist schwach entwickelt und besitzt wenig Hartbast. Das kleinzellige Mark hat geringen Durchmesser.

### Rh. erythrocarpa K. Sch.

Die Höhenzüge dieser Art sind schwach entwickelt und auch nur durch verschieden hohe Epidermiszellen erzeugt. Auf den breiten Höhenzügen liegen die Spaltöffnungen. Das Hypoderma ist zweischichtig und dünnwandig. Die Rindenbündel führen viel Hartbast. Auch der schwach entwickelte Holzkörper besitzt viel Hartbast. Er umschließt ein großzelliges Mark.

### Rh. comorensis, Web.

Wie die vorige hat diese Art nur schwach entwickelte breite Höhenzüge, die aus dünnwandigen polygonalen Zellen bestehen. Darauf liegen die Spaltöffnungen in gleicher Höhe.

Das dünnwandige Hypoderma ist ein- bis zweischichtig. In der Rinde finden sich dickwandige Parenchymzellen. Die

Rindenbündel führen nur wenige weitlumige Hartbastzellen.

Der Holzkörper der kurzen Endsprosse ist schwach entwickelt, führt aber viel Hartbast. Das großzellige Mark besteht nur aus wenigen Zellen.

## Heteromerae.

### Rh. minutiflora K. Sch.

Die zunächst hieher gehörigen Arten stimmen im Bau der Epidermis miteinander überein. Sie besitzen alle mit Calciumoxalat gefüllte Kristallzellen in der Epidermis. Wegen dieser Eigentümlichkeit wurde auch Rh. minutiflora, die keine ausgesprochen verschieden gebaute Glieder besitzt, hieher gerechnet.

Die Epidermiszellen sind in Reihen, die eine Breite von 2—4 Zellen haben, angeordnet; die Mitte einer solchen Reihe ist wenig vorgewölbt, so daß also eine sehr schwache Täler- und Höhenzugbildung dadurch erreicht wird. Die Epidermis besteht aus zweierlei Zellen: großen polygonalen und kleinen, die von Calciumoxalatdrusen vollständig ausgefüllt sind. Die Lagerung dieser letzteren ist derart, daß sie an den zusammenstoßenden Ecken der großen Epidermiszellen liegen. Meist sind neben den ausgefüllten Epidermiszellen noch kleine leere Zellen vorhanden.

Die Spaltöffnungen liegen in gleicher Höhe mit der Epidermis. Das einschichtige Hypoderma besteht aus großen wenig verdickten Zellen. Die Rindenbündel sind mit wenig Hartbast versehen. Der schwach entwickelte Holzkörper führt größere Hartbastbündel. Das kleine Mark besteht aus dünnwandigen Zellen.

### Rh. spec. Großmann.

Auch bei dieser Art sind keine ausgesprochenen Kurzglieder vorhanden.

Die Epidermiszellen sind groß und in Reihen angeordnet. Zwischen den größeren Zellen befinden sich die kleinen Kri-

stallidioblasten, die meist an den zusammenstoßenden Ecken von 4 Zellen liegen. Die Spaltöffnungen ragen etwas über die übrigen Epidermiszellen empor.

In der Rinde finden sich wenige große dickwandige Parenchymzellen. Die Rindenbündel führen ziemlich viel Hartbast. Der kräftige Holzkörper umschließt ein kleines dünnwandiges Mark.

### Rh. virgata Web.

Bei dieser Art tritt der Unterschied zwischen Kurz- und Langsprossen auch im anatomischen Bau schon deutlich hervor. Wie bei allen diesen heteromeren Arten liegt der Hauptunterschied darin, daß der Langsproß einen stärkeren, ein großes Mark umschließenden, Holzkörper besitzt, also hauptsächlich auf Biegungsfestigkeit versteift ist. Dagegen finden wir bei den Kurzsprossen das Mark sehr klein, oft nur auf wenige Zellen beschränkt, und einen sehr schwachen Holzkörper. Hier ist aber, der Funktion als Hauptassimilationsorgan entsprechend, eine starke Rindenentwicklung vorhanden. Dazu kommen oft noch kleine Unterschiede im Bau der Epidermis, die besonders dann hervortreten, wenn, wie bei einigen Arten, der Querschnitt der Kurzglieder anders ist als der der Langsprosse.

Die Epidermis der Kurzsprosse von Rh. virgata besteht aus zarten meist in Reihen angeordneten Zellen. Zwischen diesen größeren Zellen liegen die kleinen Kristallzellen, die oft noch eine leere kleine Zelle neben sich haben.

Die Spaltöffnungen finden sich in der Höhe der übrigen Epidermis. Das Hypoderma besteht aus einer großzelligen dünnwandigen Zellschicht. Die Rindenbündel besitzen nur wenig Hartbast. Der schwach entwickelte Holzkörper umschließt ein nur aus wenigen Zellen bestehendes Mark.

Die Epidermis der Langsprosse ist etwas kleinzelliger. Dagegen sind die Kristallzellen größer, als die der Kurzsprosse. Die Rindenbündel führen ziemlich viel Hartbast. Der kräftige

Holzkörper umschließt ein großzelliges Mark von bedeutendem Durchmesser.

### Rh. suarensis. Web.

Die Epidermiszellen der Kurzsprosse zeigen eine verschiedene Anordnung, je nachdem wir einen runden oder schwach 4—5kantigen Sproß untersuchen. Bei den ersteren sind die zarten Zellen in Reihen angeordnet. Die Kristallzellen finden sich auch hier wieder einzeln oder neben ein oder zwei leeren kleinen Zellen. Bei den kantigen Sprossen geht die Reihenanordnung zum größten Teil verloren und die Epidermiszellen erhalten etwas gebogene Wände.

Bei beiden Arten von Kurzsprossen finden sich die Spaltöffnungen in gleicher Höhe wie die übrigen Zellen. Das einschichtige Hypoderma ist dünnwandig. Die Rindenbündel führen wenig Hartbast, ebenso der schwache Holzkörper. Das Mark umfaßt nur wenige Zellen.

Bei den Langsprossen ist, da diese stets rund sind, die Reihenanordnung der Epidermiszellen immer vorhanden. Das Hypoderma besteht aus einer zweischichtigen verdickten Zelllage. Die Rindenbündel führen viel Hartbast. Der kräftige Holzkörper umschließt ein großes Mark. In diesem finden sich dickwandige Parenchymzellen, die auch vereinzelt in der Rinde vorkommen.

Einzelne Kristallzellen dieser Langsprosse sind vollständig cuticularisiert, so daß dann die Kristalldruse ganz in Cutin eingebettet ist. Es fängt diese Cuticularisierung an den Radialwänden an und greift von hier aus um sich. Auch zeigen sich von den Radialwänden ausgehende Anschwellungen der Cuticula, die die Zellulosenmembran der Nachbarzelle vorschieben und schließlich die ganze Zelle erfüllen.

### Rh. zansibarica Web.

Die meist kantigen Kurzsprosse haben große dünnwandige Epidermiszellen, die nur an einzelnen Stellen in Reihen

angeordnet sind. Im Vergleich zu der vorhergehenden Art finden sich wenig größere Kristallzellen.

Das einschichtige Hypoderma ist dünnwandig. Die Rindenbündel führen keinen Hartbast. Der sehr schwache Holzkörper umschließt ein nur aus wenigen Zellen bestehendes Mark.

Die Langsprosse haben etwas kleinere stärker verdickte Epidermiszellen, die in Reihen angeordnet sind. Die Kristallzellen sind größer als bei den Kurzsprossen.

Das Hypoderma ist bei ihnen durch eine zweischichtige dünnwandige Zellage vertreten.

Die Rindenbündel besitzen, wie der feste Holzkörper, einen starken Hartbastbeleg.

Das Mark, das aus großen dünnwandigen Zellen besteht, führt dickwandige Parenchymzellen. Diese finden sich auch vereinzelt in der Rinde.

### Rh. tetragona Web.

Diese Art gleicht im Bau der Epidermis sehr der vorangehenden. Sie besitzt fast durchweg vierkantige Kurzsprosse. Ihre Epidermiszellen sind nicht in Reihen angeordnet, ihre Radialwände erscheinen leicht gewellt. Die Kristallzellen sind nicht sehr zahlreich vorhanden.

Eine einschichtige dünnwandige Zellschicht bildet das Hypoderma. Die Rindenbündel führen keinen Hartbast; der Holzkörper ist schwach, das Mark sehr klein.

Die Langsprosse haben in Reihen angeordnete Epidermiszellen, die größer als die von Rh. zansibarica sind. Die Rindenbündel und der kräftige Holzkörper sind mit viel Hartbast ausgestattet. Das große Mark enthält dickwandige Parenchymzellen.

Diese beiden Arten Rh. zans. und Rh. tetr. stehen sich anatomisch so nahe, daß sie kaum auseinander zu halten sind.

### Rh. penduliflora N. E. Br.

Die Epidermis der Kurzsprosse dieser zierlichen Art ist sehr regelmäßig gebaut. Ihre Zellen sind in Reihen ange-

ordnet, die 2—4 Zellen breit sind, und schwach gewölbt erscheinen. Die kleinen Kristallzellen kommen in beträchtlicher Zahl vor.

Das dünnwandige Hypoderma ist einschichtig. Die Rindenbündel weisen wenig Hartbast auf. In der Rinde finden sich zahlreiche dickwandige Parenchymzellen. Der schwache Holzkörper führt ziemlich viel Hartbast und umschließt ein kleines Mark.

Die Langsprosse gelangten nicht zur Untersuchung.

### Rh. capilliformis Web.

Die sehr kleinen Kurzsprosse dieser Art besitzen eine auffallend regelmäßig gebaute Epidermis. Die in Reihen angeordneten Zellen sind dünnwandig und schwach gewölbt. Die Kristallzellen liegen allein oder neben andern kleinen leeren Zellen.

Das einschichtige Hypoderma wird von großen dünnwandigen Zellen gebildet. Die in der reichlich entwickelten Rinde vorhandenen Rindenbündel führen fast keinen Hartbast. Der schwache Holzkörper umgibt ein nur aus wenigen Zellen bestehendes Mark.

Die Langsprosse besitzen von allen Rhipsalideen die am regelmäßigsten gebaute Epidermis. Die langen Reihen sind fast durchweg 2 Zellen breit. Ihre Zellen sind etwas kleiner, ihre Kristallzellen etwas größer als die der Kurzsprosse. Das Hypoderma ist zweischichtig kleinzellig. Die Rindenbündel führen ziemlich Hartbast. Der Holzkörper ist kräftig entwickelt; er umschließt ein großes Mark. In der Rinde finden sich wenige kleine dickwandige Parenchymzellen.

### Rh. cribrata var filiiformis hort.

Diese Art ist der vorigen im Habitus wie auch im anatomischen Bau sehr ähnlich. Die Epidermis der Kurzsprosse ist auch sehr regelmäßig in Reihen angeordnet und besitzt große Kristallzellen. Das Hypoderma ist einschichtig dünnwandig. Die Rindenbündel führen fast keinen Hartbast, wohl

aber die den Holzkörper zusammensetzenden Bündel. Das Mark ist kleinzellig und besteht nur aus 3—4 Zellen.

Die Epidermis der Langsprosse unterscheidet sich außer in der Stärke der Zellwände kaum von der der Kurzsprosse. Der Hauptunterschied liegt in der Verschiedenheit des Bündelsystems. Die Rindenbündel führen viel Hartbast. Der Holzkörper ist kräftig entwickelt. Das von ihm umschlossene Mark ist kleiner als das von Rh. capilliformis. Außerdem unterscheidet sich Rh. cribr. von letzterer durch das reichlichere Vorkommen von kleinen dickwandigen Parenchymzellen in der Rinde.

### Rh. gracilis. N. E. Br.

Diese Art steht anatomisch in der Nähe der von Vöchting untersuchten Rh. Saglionis. Die von den Langsprossen stark verschiedenen Kurzsprosse besitzen jedoch viel stärker gebogene Epidermiswände als Rh. Saglionis. Bei den schwach gekanteten Sprossen sind sie nicht in Reihen angeordnet. Das Hypoderma ist einschichtig dünnwandig. Die Rindenbündel führen keinen Hartbast. Der schwach entwickelte Holzkörper umgibt ein sehr kleines Mark.

## Angulosae.

### Rh. dissimilis K. Sch.

Die Langsprosse haben in Reihen angeordnete Epidermiszellen. Diese sind viel größer und schwächer gebaut als die der entsprechenden Glieder von Rh. Saglionis.

Das Hypoderma ist einschichtig dünnwandig. Der starke Holzkörper umschließt ein größeres Mark.

Die Epidermis ist eben und besteht aus polygonalen Zellen, die in Gruppen angeordnet sind. Sie besitzen alle eine sehr starke Cuticula. Die Spaltöffnungen liegen in tiefen Vorhöfen von ovaler Gestalt. Das Hypoderma ist zweischichtig und seine Wände sind nicht sehr stark verdickt. Dickwandige Parenchymzellen fehlen. Die Rindenbündel führen fast

keinen Hartbast. Der Holzkörper ist kräftig entwickelt. Er umschließt ein kleines Mark.

### Rh. trigona Pf.

Diese Art gleicht im Aufbau sehr stark der vorhergehenden. Sie besitzt aber im Vergleich zu ihr größere Epidermiszellen und führt in der Rinde dickwandige Parenchymzellen, die Rh. dissimilis fehlen. Doch sind diese Unterschiede so, daß wir die beiden als zwei verschiedene, allerdings sehr nahe stehende Formen betrachten können. Es ist aber nicht wahrscheinlich, daß, wie K. Schumann vermutet, die vorliegende Rh. trigona, die dreikantige Sproßform von Rh. dissimilis darstellt.

## Alatae.

### Rh. Tonduzii Web.

Die Epidermis dieser schwach zwei- bis fünfkantigen Art ist eben und die polygonalen Zellen sind in Reihen angeordnet. Die Spaltöffnungen befinden sich in gleicher Höhe, wie die übrige Epidermis. Es wurde deshalb die Art nicht zu den Angulosae gestellt, wohin sie wegen der äußeren Sproßform gehören würde. Das einschichtige Hypoderma ist dünnwandig. In den älteren Sprossen findet sich in der Rinde ein Ring von großen dickwandigen Parenchymzellen. Die Rindenbündel, die nur auf der Flügelseite vorhanden sind, führen wenig Hartbast. Der kräftige Holzkörper umschließt ein großes Mark.

### Rh. spec. Raap. Columbien.

Diese Art gleicht der vorhergehenden in der gruppen- und reihenweisen Anordnung der sehr kleinen Epidermiszellen. Doch sind die Gruppen anders gestaltet als bei Rh. Tonduzii. Die Spaltöffnungen befinden sich in gleicher Höhe mit der übrigen Epidermis. Das einschichtige Hypoderma ist dünnwandig.

In der Rinde sind dickwandige Parenchymzellen. Die Rindenbündel besitzen ziemlich viel Hartbast. Auch der Holzkörper ist kräftig gebaut. Das Mark ist groß.

### Rh. ramulosa Pf.

Die blattförmigen Sprosse dieser reich verzweigten Art besitzen eine ebene Epidermis, deren Zellen dünnwandig sind, und die leicht gewellte Radialwände besitzen. Wie bei den vorhergehenden Arten finden sich die Spaltöffnungen in gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen. Das einschichtige Hypoderma ist sehr dünnwandig. Die in der weichen Rinde liegenden Bündel führen wie der kräftige Holzkörper wenig Hartbast. Das Mark hat einen großen Durchmesser.

Der oxalsaure Kalk findet sich meist in Form von großen Einzelkristallen oder Sphärokristallen abgelagert.

### Rh. coriacea Pol.

Die folgenden alaten Arten besitzen unter sich große Uebereinstimmung im anatomischen Bau. Die Epidermis von Rh. coriacea ist eben und ihre Zellen haben mehr oder weniger gewellte Radialwände. Die Spaltöffnungen sind in gleicher Höhe mit der übrigen Epidermis. In der Rinde finden sich dickwandige Parenchymzellen. In den Rindenbündeln ist wenig, im Holzkörper viel Hartbast vorhanden.

### Rh. jamaicensis Br. et Harris.

Die Epidermiszellen dieser Art sind größer als bei den vorhergehenden Formen und besitzen geradlinige Wände. In den Epidermiszellen finden sich wie bei Rh. coriacea und Rh. Boliviana kleine freibewegliche Kristallnadeln, die aber jedenfalls keine systematische Bedeutung haben. Die übrigen Eigenschaften konnten an dem zur Verfügung stehenden Herbarmaterial nicht untersucht werden.

### Rh. Boliviana Britton.

Die Epidermiszellen sind alle polygonal und geradlinig begrenzt, doch anders gestaltet als bei Rh. jamaicensis. Wie

bei allen diesen alaten Formen liegen die Spaltöffnungen in gleicher Höhe mit der übrigen Epidermis.

Das einschichtige Hypoderma hat deutlich verdickte Wände. Im sonstigen Bau zeigt sie mit den vorhergehenden große Aehnlichkeit.

### Rh. Houlletiana Lem.

Diese Art gleicht äußerlich sehr Rh. Regnellii G. A. L. Anatomisch sind diese beiden Formen nicht auseinander zu halten. Bei beiden besteht die Epidermis aus großen Zellen, deren Wände schwach gebogen sind. Die Spaltöffnungen liegen in gleicher Höhe wie die übrige Epidermis.

Das Hypoderma ist als einschichtige dünnwandige Zelllage entwickelt. Dickwandige Parenchymzellen fehlen beiden. Die Rindenbündel besitzen nur wenig Hartbast. Der Holzkörper ist kräftig entwickelt.

### Rh. elliptica G. A. L.

Die sämtlichen, untereinander gleichen Sprosse der Art besitzen eine ebene Epidermis, deren polygonale Zellen besonders über der Mittelrippe, in Reihen angeordnet sind. Mit ihnen in gleicher Höhe finden sich die Spaltöffnungen. Das Hypoderma ist zweischichtig, seine Zellwände sind verdickt. Große dickwandige Parenchymzellen kommen in der Rinde und im Mark vor. Die Rindenbündel führen wenig Hartbast. Dagegen weist der kräftige Holzkörper einen starken Hartbastbeleg auf.

### Rh. Schottmüllerii K. Sch.

Die ebene Epidermis besteht aus polygonalen Zellen. Um die Spaltöffnungen bildet sich eine ringförmige Einsenkung, in deren Mitte die Schließzellen in gleicher Höhe mit der übrigen Epidermis liegen. Das Hypoderma ist zweischichtig dickwandig. Die stark verdickten Parenchymzellen kommen in Mark und Rinde vor. Die Rindenbündel enthalten wie der Holzkörper viel Hartbast.

### Rh. robusta K. Sch.

Zwischen den kleinen Epidermiszellen finden sich kleinere Zellen, die vollständig von einer Calciumoxalatdruse ausgefüllt sind, und so der Epidermis ein charakteristisches Aussehen geben. Um die Spaltöffnungen findet sich eine sehr große Anzahl von Nebenzellen, die durch sekundäre, radiale und tangentiale Teilungen gebildet worden sind. Es zeigt sich auch hier eine ähnliche Vertiefung um die Spaltöffnungen wie bei Rh. Schottmüllerii. Das Hypoderma ist zweischichtig dickwandig. Die sehr großen dickwandigen Parenchymzellen der Rinde bilden einen Ring, die des Marks liegen vereinzelt. Die Rindenbündel führen viel Hartbast. Der Holzkörper ist sehr kräftig entwickelt.

### Rh. chloroptera Web.

Die Epidermiszellen haben wenig gebogene Radialwände und zeigen keine Gruppenanordnung. In gleicher Höhe mit ihnen finden sich die Spaltöffnungen. Das Hypoderma ist 1—2schichtig. Die dickwandigen Parenchymzellen kommen im Mark und in der Rinde vor. Die Rindenbündel führen nur wenig Hartbast. Der Holzkörper ist nicht sehr stark entwickelt.

### Rh. monacantha Gris.

Die zarten Epidermiszellen dieser Art haben gerade Radialwände. Die Spaltöffnungen liegen mit ihnen in gleicher Höhe. Das großzellige Hypoderma ist selten dreischichtig und wird nur durch die zylindrischen Atemhöhlen durchsetzt. Die Rindenbündel führen wenig Hartbast. Der Holzkörper ist schwach entwickelt. Dickwandige Parenchymzellen fehlen. Die Kristalldrusen erreichen hier eine außerordentliche Größe.

## Hariota. D. C.

### Har. salicornioides var. bambusoides Web.

Die Epidermis der Sprosse ist eben und besteht aus großen zarten Zellen, deren Radialwände gerade oder wenig

gebogen sind. Nur an einzelnen Stellen zeigen sie Reihenanordnung. Die Spaltöffnungen sind in gleicher Höhe wie die übrigen Epidermiszellen. Das einschichtige Hypoderma ist dünnwandig. Die Rindenbündel haben wenig Hartbast, dessen Zellen wie die des Holzkörpers wenig verdickt sind.

### Har. stricta.

Die ebene Epidermis der Sprosse besitzt sehr stark gewellte Radialwände. An der Basis der keulenförmigen Sprosse sind die Zellen etwas größer als an der Spitze. Die Spaltöffnungen sind in gleicher Höhe wie die übrigen Epidermiszellen. Das Hypoderma ist 1—2schichtig. Die Rindenbündel führen keinen Hartbast. Der Holzkörper, der mit viel Hartbast ausgestattet ist, ist schwach entwickelt.

## Verkümmerung der Spaltöffnungen.

Vöchting hat bei Rh. micrantha eigentümliche Streifen in der Epidermis beschrieben, in denen die Epidermiszellen kleiner geblieben waren als die übrigen und die Spaltöffnungen verkümmert waren. Auch bei den neu untersuchten Arten zeigten sich bei den Spaltöffnungen seltsame Verhältnisse. Bei den meisten Arten waren Spaltöffnungen zu beobachten, die in der Entwicklung stehen geblieben waren. Nur die zwei oder drei ersten Teilungen waren in der normalen Weise aufgetreten. Die Wände der so entstandenen Zellen hatten sich dann wie die der übrigen Epidermiszellen verdickt. Bei andern war nach diesen Teilungen eine dazu senkrechte Wand ausgebildet worden, die beim normalen Entwicklungsgang nicht auftritt. Erst dann hatten sich die Zellwände verdickt. In diesen Fällen unterblieb die Ausbildung der Atemhöhle.

Bei andern zeigte sich ein Verschluß der ausgebildeten Spaltöffnungen, der sowohl an dem den natürlichen Standorten entnommenen Herbarmaterial, als auch an den aus den Gewächshäusern stammenden Sprossen zu beobachten war.

Die Spaltöffnungen wurden dadurch funktionslos gemacht, daß die beiden Schließzellen, seltener auch die Nebenzellen, cutikularisiert wurden. Es begann dies damit, daß die Wände der Schließzellen, die dem Spalte anliegen, sich allmählich stärker cutikularisierten. Dies setzte sich dann rings um die ganze Zelle fort. Dabei verdickten sich die Wände so stark, daß schließlich das Lumen ganz verschwand. Die Gestalt der Schließzellen blieb aber vollständig erhalten. Es versteht sich, daß diese Zellen vollkommen funktionslos waren. In der Folge wurden dann die Spaltöffnungen verschlossen. Im einen Falle wölbten sich die Nebenzellen vor und verschlossen die innere Oeffnung des Schließspaltes. Ihre Zellwand wurde dann auch cutikularisiert. Im andern Fall geschah dies dadurch, daß die Zellen, die die Atemhöhle auskleiden, zu wachsen begannen, diese ausfüllten und dabei den Spalt von unten her verschlossen. Auch hier wurden die an dem Verschluß beteiligten Zellwände cutikularisiert.

Im dritten Falle jedoch kollabierten die beiden Schließzellen. Die Nebenzellen wölbten sich dann so weit vor, bis sie sich berührten und so den Verschluß der Spaltöffnung herbeiführten.

Auf diese verschiedenen Weisen wird oft eine große Anzahl von Spaltöffnungen funktionslos. So waren es bei einem Sproß von Rh. Houlletiana 30 % aller Spaltöffnungen, die verschlossen worden waren.

## II. Teil.

Nach Salm-Dyck umfaßt die Gruppe der Rhipsalideen die Genera Rhipsalis Gärtn., Lepismium Pf. und Pfeiffera S.-D. Ihre Hauptmerkmale bestehen in der kleinen scheibenförmig ausgebreiteten Blumenkrone. Zur Unterscheidung der drei Gattungen verwendet S.-D. den Blüten- und Fruchtbau.

Rhipsalis. Perigon ohne röhrenförmige Verlängerung, Perigonblätter ausgebreitet. Beere glatt, erbsenförmig.

Lepismium. Perigon eine sehr kurze Röhre über dem Fruchtknoten bildend, Perigonblätter nicht ganz ausgebreitet, sondern etwas mehr aufrecht gestellt. Beere birnförmig, glatt, anfangs fast versteckt, erst später hervorragend.

Pfeiffera. Perigon eine kurze Röhre über dem Fruchtknoten bildend, Perigon nicht ganz ausgebreitet, sondern trichterförmig offen. Beere kugelförmig, mit kleinen stachelführenden Kissen besetzt, von Anfang an hervorragend.

Die weitere Gliederung der Gattung Rhipsalis ist für uns wichtig. Diese formen- und artenreiche Gattung teilt S.-D. nach morphologischen Merkmalen in fünf Untergruppen ein.

I. Alatae. Stengel und Aeste glatt, blattartig verbreitert, am Rande gekerbt, mit einem starken Mittelnerven.

II. Angulosae. Stengel und Aeste 3—5 kantig. Die Flächen zwischen den Kanten eben oder tief gefurcht.

III. Teretes. Stengel und Aeste rund, mehr oder weniger büschelartig gestellt, verlängert.

IV. Sarmentosae. Verzweigte runde Glieder.

V. Articuliferae. Stengel unten stielrund, Aeste gegliedert oder gliedertragend.

Vöchting nimmt 1874 diese Einteilung der Rhipsalideen im großen und ganzen an, charakterisiert aber die einzelnen Gattungen und Untergruppen auch noch durch anatomische Merkmale, wobei besonders die Lage der Spaltöffnungen zur Längsachse der Sprosse von Bedeutung ist. Darnach sind Pfeiffera und Rhipsalis durch quer zur Längsachse, also horizontal gestellte Spaltöffnungen ausgezeichnet. Sie unterscheiden sich außer im Blütenbau dadurch, daß Pfeiffera mehr cereus-artig gebaut ist und potentiell unbegrenztes Sproßwachstum besitzt, während den meist reichlicher verzweigten Rhipsalis-Arten begrenztes Sproßwachstum zukommt. Die Gattung Lepismium hat vertikal gestellte Spaltöffnungen und unbegrenztes Sproßwachstum.

Die weitere Gliederung der Arten ist bei Pfeiffera und Lepismium ähnlich der von S.-D. Die einzige zur Salm-Dyck-

schen Untergruppe Sarmentosae gehörende Rh. sarmentacea wird auf Grund der vertikalen Spaltöffnungen zu Lepismium gestellt. Die übrigen Rhipsalis-Arten werden nach der Sproßform in drei Untergruppen geteilt:

I. Alatae, II. Angulosae, III. Teretes.

Die weitere Einteilung der Untergruppen geschieht auf Grund anatomischer Merkmale, wobei besonders die Beschaffenheit der Epidermis, das Vorkommen oder Fehlen von dickwandigen Parenchymzellen als Einteilungsprinzipien verwendet werden.

1890 wird von K. Schumann bei der monographischen Behandlung der Kakteen in der Flora Brasiliensis auch auf die Einteilung der Rhipsalideen eingegangen.

Auf Grund des bestachelten Fruchtknotens läßt K. Sch. die Gattung Pfeiffera weiter bestehen. Alle übrigen Arten der Gruppe scheidet er auf Grund von end- oder seitenständigen Blüten in Hariota und Rhipsalis. Dadurch umfaßt die letztere Gattung auch die früher zu Lepismium gerechneten Arten. Die so entstandene Gattung Rhipsalis teilt er in vier Untergruppen ein, in

I. Teretes. Alle Glieder rund, selten kantig.
II. Angulosae. Glieder 3- oder mehrkantig.
III. Alatae. Glieder blattförmig.
IV. Sarmentosae. Runde Glieder.

Die weitere Gliederung und Artcharakteristik stützt sich auf die Beschaffenheit und Stärke der Glieder, auf die Stellung, Größe und Eigenschaften der Blüte.

In der 1899 erschienenen Gesamtbeschreibung der Kakteen behält K. Sch. die Gliederung der ja nur wenige Arten umfassenden Gattungen Pfeiffera und Hariota bei. Jedoch faßt er die Rhipsalis-Arten in anderer Weise zusammen. Es werden zwei Unterabteilungen aufgestellt. In der einen stehen die Formen, bei denen der Fruchtknoten von Anfang an frei aus der Areole ragt, in der andern diejenigen, bei denen der Fruchtknoten anfangs mehr oder weniger eingesenkt erscheint,

und erst die Beere ganz aus der Areole hervorkommt. In diesen Unterabteilungen werden nach der Form der Glieder und der Beschaffenheit der Areolen acht Untergattungen gebildet, wobei die früher zu Lepismium gerechneten Arten zu einer Untergattung zusammengefaßt sind.

A. Fruchtknoten von Anfang an frei: I. Eurhipsalis II. Goniorhipsalis, III. Ophiorhipsalis, IV. Phyllorhipsalis, V. Acanthorhipsalis.

B. Fruchtknoten anfangs eingesenkt: VI. Calamorhipsalis, VII. Epallagonium, VIII. Lepismium.

Die Bestimmung und Charakterisierung der einzelnen Arten wird nach der Gestalt der Glieder, dem Ort und den Eigenschaften der Blüten und Früchte vorgenommen.

In den bisher genannten Arbeiten und auch in der 1899 erschienenen Abhandlung „Verbreitung der Kakteen im Verhältnis zur systematischen Gliederung“ bleibt die Gruppe der Rhipsalideen in ihrem früheren Umfang erhalten, nur wird sie in letzterer Arbeit an anderer Stelle im System untergebracht. Anders verfährt dagegen K. Sch. in den Nachträgen zur Gesamtbeschreibung (1902). Hier trennt er die Gruppe der Rhipsalideen. Innerhalb des Tribus Cereiodeae stellt er Pfeiffera zu dem Subtribus Armatae, Rhipsalis und Hariota aber in den Subtribus Inarmatae. Es wird also hier der Ausbildung von Stacheln ein solcher systematischer Wert beigemessen, daß sie die Trennung der im radförmigen Blütenbau übereinstimmenden Rhipsalideen rechtfertigt.

Es soll aber hier aus gleich zu zeigenden Gründen die Gruppe in ihrem alten Umfang betrachtet werden.

Die Rhipsalideen, die in ihrer äußeren Erscheinung einen so großen Formenreichtum aufweisen, bieten auch, wie aus dem I. Teil hervorgeht, in ihrem anatomischen Aufbau eine fast ebenso große Mannigfaltigkeit dar. Diese zeigt sich besonders in dem Bau der Epidermis. Es geht aber diese verschiedene Ausbildung immer parallel mit der äußeren morphologischen Gestaltung. So sind z. B. alle angulosen Rhipsalis-Formen

anatomisch gleich gebaut. Sie besitzen alle eine ebene Epidermis, tiefe Vorhöfe und in deren Grunde liegende horizontal gestellte Spaltöffnungen.

Schon in der äußeren Gestalt sind Uebergänge zwischen den einzelnen Gruppen zu beobachten. Derartige Formen treten aber noch schärfer hervor, wenn wir auch noch den anatomischen Bau betrachten. So hat z. B. Rh. micrantha ganz die äußere Form einer angulosen Rhipsalis-Art, anatomisch besitzt sie aber den typischen Bau einer tereten Form. Es ist deshalb eine scharfe Scheidung der Gruppen nicht möglich, da fast überall Uebergänge vorhanden sind. Diese Zwischenformen in morphologischer und anatomischer Hinsicht sind von großer Bedeutung, da sie einen Fingerzeig für die verwandtschaftliche Gruppierung der Formen geben.

Wir wollen nun zunächst den Umfang der Gruppe der Rhipsalideen bestimmen.

K. Schumann hat 1902 in den Nachträgen zur Gesamtbeschreibung der Kakteen die Gruppe der Rhipsalideen getrennt, indem er Pfeiffera von Rhipsalis und Hariota abgliederte, da Pfeiffera größere Stacheln in den Areolen besitzt. Nun führt aber Rh. monacantha auch 1—2 derartige Stacheln. Dieses Unterscheidungsmerkmal ist also nicht durchgreifend. Es sprechen aber auch andere Gründe für die Beibehaltung von Pfeiffera in der Gruppe der Rhipsalideen. Rh. pilocarpa stimmt im Blütenbau so sehr mit Pfeiffera überein, daß sogar Loefgren daran dachte, Pfeiffera als Gattung einzuziehen und sie Rhipsalis einzuverleiben. Doch berechtigt aber wohl der von den übrigen Rhipsalideen stark verschiedene mehr cereusartige Bau, Pfeiffera als Gattung beizubehalten. Wegen der nahen Beziehungen zu Rh. pilocarpa wollen wir sie aber zur Gruppe der Rhipsalideen rechnen.

Auch in bezug auf die Gattung Hariota sind verschiedene Ansichten ausgesprochen. Diese Gattung wurde auf Grund der endständigen, auf flaschenförmigen Gliedern stehenden Blüten von De Candolle aufgestellt und in ähnlicher Um-

grenzung von K. Schumann angenommen. Weber nahm jedoch diese Gattung nicht an, weil auch andere Rhipsalis-Arten endständige Blüten besitzen und weil auch in Rh. clavata, wenigstens der Form der Sprosse nach, ein Verbindungsglied zu den übrigen Rhipsalis-Arten besteht. Es scheint uns jedoch gerechtfertigt, die Gattung Hariota beizubehalten, da sie in ihren typischen Vertretern eine charakteristische von den übrigen Formen abweichende Stellung einnimmt.

Die noch hieher gehörende Gattung Lepismium wurde von Pfeiffer aufgestellt und in diesem Umfange auch von den späteren Autoren angenommen. K. Schumann ließ sie jedoch in der Flora Brasiliensis eingehen. Er stellte sie aber später dem Umfang nach in der Gesamtbeschreibung der Kakteen wieder her. Freilich sind, wie auch in der Folge zu zeigen sein wird, Verbindungsglieder in anatomischer Hinsicht vorhanden, die auf die alaten Rhipsalis-Arten hinweisen. Doch ist die Gattung Lepismium in ihren ausgesprochenen Vertretern so gut charakterisiert und von Rhipsalis wesentlich verschieden gebaut, daß sie sich mit vollem Recht als Gattung beibehalten läßt. Gerade bei einer phylogenetisch so jungen Gruppe, wie sie diese epiphytischen Kakteen darstellen, ist es nicht zu verwundern, daß Uebergangsglieder noch zahlreich vorhanden sind, die aber allein nicht berechtigen, alle durch Uebergänge verbundenen Formen zu einer Gattung zusammenzufassen.

## Zusammenfassende Betrachtung der einzelnen Arten.

Sehen wir zunächst von Pfeiffera, Lepismium und Hariota ab, die in fast allen ihren Vertretern schon von Vöchting untersucht worden sind. Die Angehörigen der Gattung Rhipsalis zeigen nun äußerlich drei verschiedene Erscheinungsweisen, auf Grund deren wir sie mit Vöchting in 3 Gruppen einteilen können. Wir hätten dann

I. Teretes. Runde oder runde und schwachkantige, meist stark verzweigte Sprosse.

II. Angulosae. Ausgesprochen kantige meist wenig verzweigte Sprosse.

III. Alatae. Blattförmige oder kantige mit blattförmigen Sprossen versehene Glieder.

Die beiden letzten dieser Gruppen haben einen einfachen gleichförmigen anatomischen Bau. Die rundgliedrigen Formen dagegen besitzen eine wesentlich größere Mannigfaltigkeit im anatomischen Aufbau.

Für diese Gruppe der Teretes ist die Lage des Spaltes der Spaltöffnungen durchgehend quer zur Längsachse des Sprosses, also horizontal im Sinne Vöchtings. Die Spaltöffnungen sind nach dem allgemeinen Kakteentypus gebaut. Die beiden Schließzellen werden von 2 dem Spalt parallelen Nebenzellen umgeben. Zu diesen kommen gewöhnlich weitere Nebenzellen in wechselnder Zahl, die auch Teilungen in radialer Richtung aufweisen.

Innerhalb der tereten Rhipsalis-Arten kann man mit K. Sch. zwei Untergruppen unterscheiden, 1. solche mit annähernd gleichgebauten Gliedern, die Homoiomerae, z. B. Rh. funalis, und 2. die mit stark verschieden gebauten Sprossen, die Heteromerae, die in Rh. Saglionis einen typischen Vertreter haben. Zwischen diesen beiden Untergruppen sind Uebergänge vorhanden, die sie allmählich miteinander verbinden. Auf sie und auf die Abgrenzung der beiden Untergruppen wird später zurückzukommen sein.

Betrachten wir zunächst die Homoiomerae. Bei ihnen lassen sich auf Grund des Baues der Epidermis zwei Typen unterscheiden. Bei dem einen ist die Oberfläche der Epidermis eben, bei dem andern bilden die Epidermiszellen Höhen- und Tälerzüge.

Zu dem ersten Typus gehören zunächst Arten, deren Spaltöffnungen in gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen liegen. Diese bestehen aus polygonalen Elementen, die

bei einzelnen Arten wie bei Rh. clavata Reihenanordnung zeigen, bei andern wie bei Rh. pilocarpa nichts davon erkennen lassen.

Wie bei allen Rhipsalideen, so wird auch hier aus den äußeren Zellen der Rinde ein Hypoderma gebildet. Es erreicht in diesem Typus bei den einzelnen Arten eine wechselnde Stärke und tritt als ein- bis vierschichtige Zellage auf.

Die Hypodermazellen haben verschiedene Ausbildung, die sich besonders in der Dicke ihrer getüpfelten Wand zeigt. Während bei Rh. Wettsteinii die Hypodermazellen relativ dünnwandig sind, besitzen sie bei Rh. chrysocarpa schon dickere Wände. Ja bei Rh. Novaësii bildet die drei- bis vierschichtige collenchymatisch ausgebildete Hypoderma, die Einzelkristalle eingeschlossen enthält, einen festen Mantel, der dem Sproß eine große Festigkeit verleiht.

Die bei den übrigen Rhipsalis-Arten oft auftretenden dickwandigen Parenchymzellen, die gewöhnlich als Stärkespeicherzellen dienen, finden sich nur in der Rinde von Rh. clavata.

Die Rindenbündel liegen bei den einzelnen Arten in Gruppen von 2—4 Bündeln beisammen, und kehren ihre Xylemteile gegeneinander. Sie führen, wie schon Vöchting für alle Rhipsalideen hervorgehoben, nie Libriformzellen. Hartbast findet sich in wechselnder Ausbildung bei den einzelnen Arten. Während bei Rh. Novaësii nur wenige Hartbastzellen vorkommen, beobachten wir bei Rh. Wettsteinii eine ansehnliche Entwicklung des Hartbastes. Dadurch erhalten die schlanken Glieder dieser Art eine hohe Festigkeit, die noch durch die in der Rinde als rein mechanische Elemente vorhandenen Hartbastbündel erhöht wird. Diese Besonderheit findet sich auch noch bei einer andern Art dieses Typus, bei Rh. pilocarpa. Auch hier wird dadurch eine starke Versteifung des Sprosses erreicht.

Der zentrale Holzkörper ist nicht sehr kräftig gebaut und umschließt meist ein kleines Mark. Der häufig vorkommende oxalsaure Kalk tritt in Drusenform hauptsächlich in

der Rinde auf. Diese Drusenzellen bilden unter den jungen Sproßanlagen eine fast zusammenhängende Lage.

Die sich an diese Reihe anschließenden Formen sind im allgemeinen etwas fester gebaut als die vorhergehenden. Ihre Glieder besitzen zum Teil auch schwachkantige Gestalt, wie z. B. Rh. tucumanensis. Wie die vorhergehenden haben sie auch eine ebene Epidermis, deren Zellen nur an einzelnen Stellen in Reihen angeordnet sind. Fast durchweg führen die Epidermiszellen starke Cuticularschichten. Die Spaltöffnungen sind aber alle in mehr oder weniger tiefe Vorhöfe eingesenkt. Dadurch ist der wesentliche Unterschied gegenüber der vorhergehenden Gruppe bedingt.

Die Entwicklung des Hypodermas ist im allgemeinen kräftig. Gewöhnlich besteht es aus einer zwei- bis dreischichtigen Zellenlage.

Dickwandige Parenchymzellen finden sich nur bei Rh. Glaciovii.

Wie bei allen tereten Rhipsalideen liegen die Rindenbündel in kleinen Gruppen beieinander. Sie besitzen im allgemeinen nur wenig Hartbast.

Der Holzkörper ist meist kräftiger gebaut als bei der vorhergehenden Gruppe.

Auch hier ist der oxalsaure Kalk in Form von Drusen abgelagert.

Die nun folgende Gruppe der Teretes zeigt unter allen Rhipsalideen die größte Differenzierung im Bau der Epidermis. Es ist nämlich die Oberfläche der Glieder durch parallel der Längsachse verlaufende Höhen- und Tälerzüge fein gerieft. Diese Riefung kann schon bei Lupenbetrachtung gut wahrgenommen werden.

Die Lage der Spaltöffnungen in Beziehung zu den Höhen- und Tälerzügen charakterisiert zwei weitere Untergruppen. Bei der einen finden sich die Spaltöffnungen auf den Höhenzügen, bei der andern liegen sie in den Tälern wie in tiefen Vorhöfen.

Innerhalb der ersten Untergruppe entwickeln sich diese Höhenzüge allmählich aus einer Reihe von Epidermiszellen. Die Form und Ausbildung ist bei den einzelnen Arten verschieden. Doch treten bei keiner hieher gehörigen Art Tangentialteilungen in der Epidermis auf. Die Höhenzüge werden vielmehr dadurch erzeugt, daß die Epidermiszellen in ihrer Höhe sehr stark verschieden sind und sich in der Mitte der Höhenzüge Reihen höherer Epidermiszellen befinden.

Das Hypoderma ist zwei- bis dreischichtig in wechselnder Ausbildung vorhanden. Es sind auch hier Arten mit dünnwandiger und solche mit dickwandigem Hypoderma vorhanden.

Dickwandige Parenchymzellen finden sich in Mark und Rinde bei Rh. micrantha, in der Rinde bei Rh. comorensis, fehlen aber bei den übrigen hieher gehörigen Arten.

Die Ausbildung des Hartbastes in den Rindenbündeln ist im allgemeinen gering.

Bei der 2. Untergruppe treten die Höhen- und Tälerzüge stärker hervor als bei der ersten. Die Höhenzüge werden hier dadurch gebildet, daß in der Epidermis auch Tangentialteilungen auftreten, die die starke Ausbildung der Höhenzüge bedingen. Die entsprechend entwickelten Tälerzüge verlaufen auf der Oberfläche der Glieder als tiefe Furchen. Die einzelnen Arten unterscheiden sich durch den Verlauf und die Form der Höhenzüge. In den Tälerzügen finden sich die Spaltöffnungen und zwar an den Stellen, wo sich mehrere Täler vereinigen, ein Umstand, durch den sie in verschieden gestalteten Vorhöfen zu liegen scheinen.

Das Hypoderma ist meist zweischichtig. Die dickwandigen Parenchymzellen finden sich bei Rh. floccosa und Rh. funalis in Mark und Rinde, bei Rh. Lindbergiana nur in der Rinde.

Auch hier liegen die Rindenbündel in Gruppen beieinander. Meist besitzen sie eine kräftige Lage von Hartbast.

Wenden wir uns nun zu den Heteromerae.

Sie zeichnen sich dadurch aus, daß sie eine deutliche Gliederung des Sproßsystems in Kurz- und Langsprosse aufweisen. Die hiehergehörigen Arten besitzen verschieden gebaute Epidermis und lassen sich darnach in 3 Gruppen einteilen. In den beiden ersten haben wir Formen mit ebener Epidermis vor uns, bei der dritten, allerdings nur eine Art umfassenden Gruppe finden sich Höhen- und Tälerzüge.

Die die meisten Arten umfassende 1. Untergruppe zeigt einen neuen Typus im Bau der Epidermis. Zwischen den in Reihen angeordneten Epidermiszellen finden sich kleine Elemente, die in ausgewachsenem Zustande von einer Calciumoxalatdruse vollständig ausgefüllt werden. Diese kleinen Zellen bilden sich verhältnismäßig spät aus. Sie zeigen sich, wenn die Spaltöffnungen an den jungen Sprossen entwickelt sind. Es treten dann Zellwände auf, die entweder parallel zur Radialwand einer Epidermiszelle verlaufen, oder aber schief dazu gerichtet sind und gewissermaßen eine Ecke von der Zelle abschneiden. Meist werden so Gruppen von 2–3 kleineren Zellen erzeugt. Gewöhnlich bildet sich nur in einer von ihnen eine anfangs kleine Kristalldruse, die später die ganze Zelle ausfüllt. Durch diese Kristallidioblasten erhält die Epidermis ein ganz charakteristisches Aussehen. Sie treten sowohl an den Lang- als an den Kurzsprossen auf, unterscheiden sich jedoch oft an beiden durch etwas verschiedene Größe.

Das Hypoderma ist bei diesen zierlichen Arten meist nur durch eine 1—2schichtige, dünnwandige Zellenlage vertreten.

Dickwandige Parenchymzellen finden sich wenig, entweder in Mark und Rinde wie bei Rh. zansibarica oder nur in der Rinde wie bei Rh. capilliformis. Sie fehlen aber ganz wie bei Rh. virgata.

Der Unterschied zwischen Lang- und Kurzsprossen zeigt sich auch im anatomischen Bau. Die langen Glieder werden hauptsächlich auf Biegungsfestigkeit beansprucht. Sie zeichnen sich daher durch einen starken Holzkörper aus, der ein großes Mark umgibt. Die den Rhipsalideen als Assimilationsorgan

dienende Rinde ist bei den Langsprossen sehr schwach entwickelt. In ihr liegen die meist mit viel Hartbast versehenen Rindenbündel.

Die Assimilation wird daher fast vollständig von den Kurzsprossen übernommen. Ihr Querschnitt wechselt oft bei ein und derselben Art. Er ist entweder rund wie der der Langsprosse, oder schwach gekantet. Im ersten Fall sind, wie an den Langsprossen, die Epidermiszellen in Reihen angeordnet, im andern Fall ist diese Reihenanordnung fast vollständig verschwunden. Die Kurzsprosse besitzen ein oft nur aus wenigen Zellen bestehendes Mark, das von einem sehr schwachen Holzkörper umschlossen ist. Die Rinde dagegen ist sehr stark entwickelt, und ihre Zellen führen reichlich Chlorophyll. Die in ihr verteilten Rindenbündel zeigen meist geringe Ausbildung. Bei diesen heteromeren Arten sind also die verloren gegangenen Blätter der Funktion nach durch die Kurzsprosse ersetzt worden.

Die keine Kristallzellen besitzenden heteromeren Formen sind bis auf Rh. gracilis schon von Vöchting zusammenhängend beschrieben worden. Die Rh. saglionis und Rh. gracilis umfassende Gruppe gleicht den vorhergehenden sehr und unterscheidet sich anatomisch fast nur durch das Fehlen der Kristallzellen.

Die 3. Gruppe mit Rh. mesembryanthemoides ist durch den Besitz einer Täler- und Höhenzüge führenden Epidermis ausgezeichnet und stimmt mit den übrigen heteromeren Arten, besonders auch im Unterschied zwischen Kurz- und Langsprossen überein.

Angulosae. Diese nur wenige Arten umfassende Gruppe zeigt nahe Beziehungen zu tereten homoiomeren Rhipsalis-Arten und ist deshalb nicht scharf zu umgrenzen. Ihre typischen Vertreter Rh. trigona, Rh. paradoxa, Rh. pentaptera, aber auch Rh. dissimilis besitzen eine ebene meist mit starken Cutikularschichten versehene Epidermis, die keine Reihenanordnung der Zellen erkennen läßt. Die horizontal

gestellten Spaltöffnungen liegen am Grunde tiefer Vorhöfe. In diesen Merkmalen zeigen sie also Beziehungen zu einem Teil der Homoiomerae wie z. B. zu Rh. gibberula. Sie unterscheiden sich aber von diesen durch die kantigen, wenig gegliederten Sprosse. Freilich Rh. dissimilis steht hier so zwischen beiden, daß man sie sowohl der einen als der andern Gruppe zuteilen könnte, da sie sowohl runde als kantige Sproßglieder besitzt. Wir wollen sie zu den Angulosae stellen.

Die Ausbildung des Hypodermas ist wechselnd. Es besteht aus 1—2 dünn- oder dickwandigen Schichten. Dickwandige Parenchymzellen fehlen bei der die Einleitung bildenden Rh. dissimilis, finden sich aber bei den übrigen in der Rinde.

Die Rindenbündel haben viel Hartbast bei Rh. paradoxa, Rh. pentaptera, wenig bei den übrigen Arten.

Alatae. Diese Gruppe enthält eine große Zahl von Arten, die alle meist reichlich gegliedert sind und flügelförmig entwickelte Sprosse besitzen. Bei einem Teil sind mehrere breite Flügel vorhanden, z. B. bei Rh. crispata, bei andern nur schwach kantige Sprosse, z. B. Rh. Tonduzii. Bei der Mehrzahl herrscht aber die zweiflügelige Sproßform vor. Neben den breiten Flügeln finden sich bei einzelnen auch diese tragende längere schwachkantige oder runde Sprosse, so daß also dadurch eine Verschiedenheit in der Sproßbildung bedingt wird. Am ausgebildetsten ist dies bei Rh. ramulosa der Fall. Bei andern vermissen wir diese Zweiteilung vollständig, z. B. Rh. elliptica. Bei einigen gehen dieselben Sproßglieder aus der breitflügeligen Form in die runde über, z. B. Rh. Regnellii. Es weisen also diese alaten Formen einen sehr großen Formenreichtum auf. Ihr anatomischer Bau dagegen zeigt eine große Gleichmäßigkeit.

Die Epidermis der breiten Flächen oder der verlängerten schmäleren Sproßteile ist eben. Die Zellen haben gerade oder schwach gewellte Radialwände.

Mit der Entwicklung der breiten Flächen hängt es zusammen, daß die Spaltöffnungsstellung nicht mehr die regelmäßige horizontale ist, wie bei den Teretes und Angulosae. Während die Spaltöffnungen über der Mittelrippe noch die regelmäßige für Rh. charakteristische horizontale Stellung aufweisen, zeigen sie auf den breiten Flügeln eine abweichende Richtung, indem sie hier schief stehen, ja vertikale Lage annehmen können.

In der Regel ist das Hypoderma in Form einer Schicht von 1—2 dünnwandigen, selten dickwandigen Zellen entwickelt.

Das Vorkommen von dickwandigen Parenchymzellen ist wechselnd. Bei einigen fehlen sie vollständig, bei andern kommen sie nur in der Rinde, bei andern im Mark und in der Rinde vor. Die letzteren Arten, die in Mark und Rinde dickwandige Parenchymzellen führen, zeigen auch in der äußeren Erscheinung wieder einen engeren Zusammenhang, so daß wir sie zu einer Untergruppe zusammenfassen wollen. Sie besitzen meist kräftig gebaute, fleischige Sprosse, die gewöhnlich nicht so reichlich gegliedert sind, wie die übrigen Alatae. Hieher gehören Rh. elliptica, Rh. platycarpa, Rh. pachyptera, Rh. Swartziana, Rh. crispata, Rh. carnosa, Rh. chloroptera, Rh. rhombea. Die Rindenbündel, die mit Ausnahme von Rh. carnosa nur auf der Flügelseite ausgebildet sind, führen mehr oder weniger Hartbast. Oft ist der Hartbastbeleg des äußersten Randbündels besonders stark entwickelt.

Rh. robusta weicht von dem Typus ab, indem sie die einzige alate Art ist, die Kristallzellen in der Epidermis hat. Da sie in Mark und Rinde dickwandige Parenchymzellen führt, haben wir sie auch in diese Untergruppe gestellt.

Die Angehörigen der andern Untergruppe besitzen im Mark keine dickwandigen Parenchymzellen, sondern nur in der Rinde oder sie fehlen ihnen auch hier. Ihre Sproßglieder sind nicht so kräftig gebaut wie bei jenen. Doch ist ihr sonstiger Bau ähnlich dem der vorhergehenden Untergruppe.

Hariota. Diese kleine Gattung enthält Arten, die ausgesprochen flaschenförmige Glieder besitzen wie Har. salicornioides und Har. stricta und solche bei denen diese Verschiedenheit an demselben Sproß nicht so ausgesprochen ist, wie Har. salicornioides var. bambusoides. Allen aber ist eine ebene Epidermis eigen, deren Radialwände oft sehr stark gewellt sind, wie bei Har. salicornioides und Har. stricta. Die Spaltöffnungen liegen mit ihnen in gleicher Höhe.

Das Hypoderma ist nur als dünnwandige 1—2schichtige Zellenlage entwickelt. Dickwandige Parenchymzellen fehlen diesen Formen. Die Rindenbündel führen meist wenig Hartbast. Entsprechend der starken Rindenentwicklung besonders im angeschwollenen oberen Teil des Sprosses ist der Holzkörper meist schwach ausgebildet. Es ist also hier an einem und demselben Sprosse die Differenzierung vorhanden, die bei den tereten Heteromerae in der Ausbildung der Kurz- und Langsprosse zum Vorschein kommt.

Lepismium. Die Sprosse der verschiedenen Lepismium-Arten zeigen mancherlei Gestalt. Sie sind entweder schwachkantig fast rund wie bei Lep. sarmentaceum, oder ausgesprochen kantig wie bei Lep. Myosurus. Daneben können sich aber auch überwiegend zweiflüglige Glieder entwickeln wie bei Lep. radicans oder Lep. lineare: Es sind also auch wie bei den alaten Rhipsalis-Arten breite Flächen entwickelt. Zum Unterschied von Rh. besitzen diese Sprossen unbegrenztes Wachstum, das noch auf die nahen Beziehungen zu Cereus hinweist. Bei den typischen Lep.-Arten kommt allen Gliedern dieses unbegrenzte Wachstum zu, während es bei andern nur an einem Teil der Sprosse zu beobachten ist. Weiterhin ist diese Gattung, wie schon Vöchting nachgewiesen, durch den Besitz von vertikal gestellten Spaltöffnungen charakterisiert. Diese liegen in gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen, deren Wände nur wenig gewellt sind. Bei den nur schwach gekanteten Sprossen von Lep. sarmentaceum sind alle Spaltöffnungen vertikal gestellt. Kommen

aber wie bei den übrigen Arten breite Flächen zur Ausbildung, so zeigen sich ähnliche Verhältnisse wie bei den alaten Rh.-Arten. Ueber der Mittelrippe ist die charakteristische vertikale Lage zu beobachten, während auf den großen Flächen die Schließspalte meist schief zur Längsachse gerichtet sind.

Das Hypoderma ist als 1—2schichtige mehr oder weniger verdickte Zellage entwickelt.

Bei einigen besonders fest gebauten Arten findet sich in den Rindenbündeln sehr viel Hartbast, besonders in den im Flügelrand liegenden Bündeln.

Lep. sarmentaceum ist dann außerdem durch den Besitz eines Hartbastbündelrings in der Rinde ausgezeichnet. Dickwandige Parenchymzellen fehlen allen hieher gehörigen Arten.

Pfeiffera. Die einzige Art dieser Gattung wurde schon von Vöchting anatomisch beschrieben.

## Einteilung der Rhipsalideen.

Es sollen nun zunächst die Gattungen charakterisiert werden.

Pfeiffera S. D. Perigon trichterförmig, über dem Fruchtknochen schwach verlängert. Stamm der äußeren Form nach Cereus-artig; Wachstum potentiell unbegrenzt. Stachelartige Borsten in den Areolen. Ebene Epidermis mit wellig gebogenen Seitenwänden. Spaltöffnungen in gleicher Höhe, horizontal.

Lepismium Pf. Perigon trichterförmig, über dem Fruchtknoten wenig verlängert. Habitus teils Cereus- teils mehr Rhipsalis-artig. Wachstum bei einem Teil der Glieder potentiell unbegrenzt. Ebene Epidermis, Spaltöffnungen in gleicher Höhe, durchgehend vertikal, oder bei den flügelförmigen Arten über der Mittelrippe vertikal. Dickwandige Parenchymzellen fehlen.

Rhipsalis Gärtn. Perigon radförmig, ohne Verlängerung über dem Fruchtknoten. Sproßwachstum begrenzt. Verschiedenartige Sproßsysteme. Epidermis verschiedenartig

gebaut. Spaltöffnungen bei den rundgliedrigen und kantigen Arten durchweg horizontal, bei den übrigen wechselnd auf den Flächen, horizontal über der Mittelrippe.

Hariota D. C. Trichterförmige Blüten. Mehr oder weniger flaschenförmige runde Triebe. Meist stark gewellte Epidermiswände. Spaltöffnungen horizontal, in gleicher Höhe.

### Pfeiffera S. D.

Die einzige Art ist durch die generischen Merkmale genügend charakterisiert.

### Lepismium Pf.

I. Gruppe. Stamm stumpfkantig, mit zahlreichen Borsten. Bastbündelring in der äußeren Rinde.

Lep. sarmentaceum Vöcht.

II. Gruppe. Stamm mehr Rhipsalis-ähnlich, mit 2 bis 5 scharfen Kanten.

Lep. Myosurus Pf., Lep. Knightii S., Lep. radicans Vöcht., Lep. Warmingianum K. Sch., Lep. lineare K. Sch., Lep. gonocarpum, Web.

### Rhipsalis Gärtn.

#### I. Gruppe. Teretes.

Spross. gleichförmig oder von zweierlei Form. Meist stielrund, oder runde und stumpfkantige Sprosse. Spaltöffnungen mit und ohne Vorhof.

1. Typus. Homoiomerae. Annähernd gleich gebaute Glieder.

1. Untergruppe. Epidermis eben.

a) Spaltöffnungen ohne Vorhöfe. Rh. pilocarpa Loefgr., Rh. Novaësii Loefgr., Rh. puniceo-discus. G.A.L., Rh. chrysocarpa. hort., Rh. fovealata Web., Rh. Wettsteinii. K. Sch., Rh. clavata Web.

b) Spaltöffnungen mit Vorhöfen. Rh. Glaciovii K. Sch., Rh. pulvinigera. G.A.L., Rh. gibberula Web., Rh. spec. Wercklé hort. Berol; Rh. tucumanensis Web.

2. Untergruppe. Epidermis mehr oder weniger starke Höhen- und Tälerzüge bildend.

a) Spaltöffnungen auf den Höhenzügen. Rh. micrantha D.C., Rh. Neves-Armondii K. Sch., Rh. erythrocarpa K. Sch., Rh. conferta S.D., Rh. Cassytha Gärtn., Rh. comorensis Web.

b) Spaltöffnungen in Vorhöfen. Rh. Lindbergiana K. Sch., K. Sch., Rh. floccossa S.D., Rh. funalis S.D.

2. Typus. Heteromerae.

Mehr oder weniger verschieden gebaute Sprosse; lange mit kräftiger Holzbildung, kurze mit starker Rindenentwicklung. Epidermiszellen an den runden Gliedern in Reihen.

1. Untergruppe. Ebene Epidermis.

a) Epidermis mit Kristallzellen. Rh. minutiflora, K. Sch., Rh. spec. Großmann hort. Berol; Rh. virgata Web., Rh. suarensis Web., Rh. zansibarica Web., Rh. tetragona Web., Rh. penduliflora N.E.Br., Rh. capilliformis Web., Rh. cribrata. var. filiiformis, hort.

b) Epidermis ohne Kristallzellen. Rh. Saglionis Lem., Rh. gracilis N.E.Br.

2. Untergruppe. Epidermis mit Täler- und Höhenzügen. Rh. mesembryanthemoides Haw.

### II. Gruppe. **Angulosae.**

Einerlei Sproßform. Stumpfe Kanten. Epidermis eben, ohne reihenförmige Anordnung der Zellen. Spaltöffnungen in Vorhöfen.

Rh. dissimilis K. Sch., Rh. trigona Pf., Rh. paradoxa, S.D., Rh. peutaptera Pf.

### III. Gruppe. **Alatae.**

Sprosse gleichförmig oder von verschiedener Gestalt. In letzterem Falle, längere mehrkantige Tragsprosse und meist geflügelte Seitensprosse. Epidermis eben, gewöhnlich ohne reihenförmige Anordnung der Zellen. Spaltöffnungen in der Ebene der Epidermis. Dickwandige Parenchymzellen in verschiedener Verteilung oder fehlend.

1. Untergruppe. Mit dickwandigen Parenchymzellen in Mark und Rinde.

Rh. elliptica G.A.L., Rh. platycarpa Pf., Rh. pachyptera, Pf., Rh. Swartziana Pf,, Rh. crispata Pf., Rh. rhombea Pf., Rh. chloroptera Web., Rh. Schottmüllerii K. Sch., Rh. robusta K. Sch.

2. Untergruppe. Dickwandige Parenchymzellen fehlend oder nur in der Rinde.

Rh. Tonduzii Web., Rh. spec. Raap. Columbien, hort. Berol., Rh. ramulosa Pf., Rh. coriacea Pol., Rh. jamaicensis Britton et Harris, Rh. Boliviana Britton, Rh. Houlletiana Sem., Rh. Regnelli G.A.L. Rh. monacantha Griseb.

### Hariota D.C.

Glieder am Grunde flaschenförmig zusammengezogen. Ebene Epidermis, Spaltöffnungen in gleicher Höhe.

Har. salicornioides Haw., Har. salicornioides var. bambusoides Web., Har. stricta.

## Verwandtschaftliche Beziehungen der Rhipsalideen.

Aus der Keimung der Rhipsalideen können wir sehen, daß sie der der übrigen Kakteen in hohem Maße gleicht. Im übrigen aber kann sie zur Feststellung verwandtschaftlicher Beziehungen nur in untergeordneter Weise verwendet werden, da die vorhandenen äußeren Unterschiede der Keimlinge nicht genügen, eine Charakterisierung der verschiedenen Gruppen durchzuführen. Weiterhin kommen für diesen Zweck gelegentlich auftretende Sprosse in Betracht, die zuerst von Vöchting als Rückschlagssprosse gedeutet wurden. In der Hauptsache aber ist der äußere Habitus und der anatomische Bau für die Anordnung ausschlaggebend.

Betrachten wir zunächst die Keimungsgeschichte einiger Rhipsalis-Arten.

Die Keimung der Rhipsalideen wurde zunächst von Pfeiffer, dann von Irmisch und später von Goebel näher untersucht. Darnach zeigt sich bei den tereten Rhipsalis-Arten nach dem Erscheinen der Cotyledonen zunächst ein Stachelpolsterpaar, das gekreuzt zu den kleinen Keimblättern steht. Darauf bilden sich dann weitere dekussiert angeordnete Blattpolster. Von jedem derartigen, zarte Stacheln besitzenden Polster geht nun gewöhnlich eine Längskante aus, so daß dadurch der junge Sproß meist vierkantig erscheint. Auf seinen Kanten befinden sich die sehr kleinen Blattschüppchen, dagegen ist bei ihnen das Stachelpolster stärker entwickelt als bei den älteren Sprossen. Erst später, bei Rh. Cassytha im 3. Jahr, bilden sich an diesen Keimpflanzen die runden Sprosse aus.

Auch bei den alaten Formen zeigt sich das 1. Blattpaar gekreuzt zu den beiden Cotyledonen. Bei den untersuchten Keimlingen von Rh. rhombea war bei einer Anzahl nur dieses eine dekussiert gestellte Blattpaar zu beobachten, und es entwickelte sich gleich von Anfang an über dem 2. Blattpaar, das in die Ebene der Cotyledonen zu liegen kommt, der zweiflüglige Sproß. Bei andern Keimlingen zeigten sich jedoch zunächst 3 dekussiert gestellte Blattpaare, wodurch ein schwach vierkantiger Sproß erzeugt wurde. Dieser wandelte sich in einen zweiflügligen um, wobei die Fläche des Flügels in die Ebene der Keimblätter oder aber senkrecht dazu zu liegen kam, je nachdem das eine oder das andere Kantenpaar ausfiel. Bei dieser Art zeigten sich also größere Verschiedenheiten bei der Keimung.

Bei andern alaten Formen z. B. Rh. ramulosa entwickelte sich zunächst ein großer scharf vierkantiger Sproß, der dann plötzlich in einen dreiflügligen, darnach in einen zweiflügligen von stumpfrhombischem Querschnitt überging. Dieser nahm dann allmählich runde Querschnittsform an.

Bei andern Rhipsalis-Arten treten auch gleich 3—5-kantige Sprosse auf, die sich bei den angulosen Arten, z. B. Rh. paradoxa, plötzlich in die 3kantigen verwandeln.

Alle aber zeigen in den Keimpflanzen eine große Aehnlichkeit mit gewissen Cereus-Arten, einmal durch die kantigen vom späteren Sproß abweichenden Glieder, dann aber auch durch die stark ausgebildeten Stachelpolster.

Derartige an die Keimlinge erinnernde Sprosse können nun bei fast allen Rhipsalis-Arten gelegentlich beobachtet werden. Bei einigen wie Har. salicornioides treten sie mit ziemlicher Regelmäßigkeit auf. Solche Sprosse wurden zuerst von Vöchting bei Rh. paradoxa näher beschrieben und als Rückschlagssprosse gedeutet. Nach mündlichen Mitteilungen gelang es Vöchting, diese Rückschlagssprosse auch künstlich hervorzurufen, worüber er selbst noch Mitteilung zu machen gedenkt.

Außerdem zeigen nun auch manche normale Sprosse in der Jugend dieses Cereus-artige Aussehen, wie z. B. Rh. Novaesii.

Diese Tatsachen weisen sämtlich auf die nahen Beziehungen der Rhipsalideen zu Cereus hin und legen die Vorstellung nahe, daß sie sich aus diesen phylogenetisch entwickelt haben, eine Annahme, die durch alle übrigen Verhältnisse gestützt wird.

Die Form nun, die die meisten Anklänge an gewisse Cereus-Arten zeigt, ist Pfeiffera. Sie sei deshalb an den Anfang der ganzen Gruppe gestellt. Aeußerlich besitzt sie ganz Cereus-artigen Bau. Die Form der Glieder, die Stachelbildung in den Areolen, das unbegrenzte Scheitelwachstum der Glieder und die horizontal gestellten Spaltöffnungen schließen sie dicht an Cereus an. Auch zeigt der mit Stachelpolstern reichlich besetzte Fruchtknoten der Pfeiffera noch nahe Beziehungen zu den Früchten der Cereus-Arten.

An Pfeiffera schließt sich ganz natürlich Rh. pilocarpa an. Zunächst gleicht der Fruchtknoten dieser Art dem der Pfeiffera. Das Aussehen der mit zahlreichen Borsten besetzten Sprosse ist durchaus Cereus-artig. Außerdem stimmt auch der anatomische Bau der Epidermis, dem ja große systemati-

sche Bedeutung beizumessen ist, ganz mit dem von Pfeiffera überein. Es wäre demnach Rh. pilocarpa vielleicht die ursprünglichste Rhipsalis-Art.

An sie reihen sich nun die tereten homoiomeren Arten an. Zunächst, wie wir vermuten, Rh. madagascariensis und Rh. aculeata, dann aber von den untersuchten: Rh. Novaesii, Rh. puniceo-discus, Rh. chrysocarpa, Rh. fovealata, Rh. Wettsteinii, und Rh. clavata. Die zuletzt genannten stimmen mit Rh. pilocarpa anatomisch darin überein, daß sie, wie diese, ebene Epidermis und Spaltöffnungen ohne Vorhöfe besitzen. Die zuerst genannten Arten, Rh. madagascariensis und Rh. aculeata zeigen in morphologischer Hinsicht große Anklänge an Rh. pilocarpa. Wie diese haben sie beschuppte Fruchtknoten und lange Borsten. Durch letzteres Merkmal schließt sich an sie vielleicht Rh. Novaësii weiter an. Die übrigen erwähnten Arten gehören dann, wegen des Baus der Epidermis, enger zusammen, da sich bei ihnen die Reihenentwicklung der Epidermiszellen vorfindet.

Rh. clavata leitet zu Hariota über, indem sie durch ihre keulenförmigen Glieder eine Mittelstellung zwischen Hariota und Rhipsalis einnimmt. Es dürfte sich an Rh. clavata zunächst Har. salicornioides, dann Har. stricta, Har. salicornioides var. bambusoides anschließen. Hariota stellt also den Endpunkt einer Entwicklungsreihe dar, die über die tereten homoiomeren Rhipsalis-Arten führt.

Von Rh. pilocarpa leiten sich jedenfalls auch die mit Vorhöfen versehenen tereten Homoiomeren ab.

Schon bei Rh. pilocarpa zeigt sich an einigen Stellen der Epidermis, daß die Spaltöffnungen hie und da leicht eingesenkt sind. Auf Grund dieses Merkmals und des Habitusbildes kann man deshalb hier Rh. Glaciovii und ihre Verwandten anreihen. Rh. Glaciovii schließt sich am nächsten an. Diese Art zeigt besonders in den jungen mit zahlreichen Borsen versehenen Gliedern auch in morphologischer Beziehung Anklänge an Rh. pilocarpa. Durch den Bau der

Epidermis schließen sich nun an Rh. Glaciovii die Arten Rh. pulvinigera, Rh. gibberula, Rh. spec. Wercklé an, deren Sprosse zum Teil schwach kantig sind. Durch diese Sproßform leitet nun besonders Rh. spec. Wercklé zu Rh. dissimilis über. Bei ihr finden wir neben runden Gliedern auch ausgesprochen 3—5kantige, so daß sie dadurch in natürlicher Weise zu den Angulosae führt. Sie selbst steht so zwischen beiden Gruppen, daß man sie mit gleichem Recht zu jeder von ihnen stellen könnte. Sie mag ihren Platz unter den Angulosae finden. Innerhalb dieser Gruppe schließen sich nun an Rh. dissimilis besonders die morphologisch und anatomisch sehr ähnlich gebaute Rh. trigona, dann weiter Rh. paradoxa und Rh. pentaptera an.

An die mit ebener Epidermis und tiefen Vorhöfen versehenen Rhipsalis-Arten reihen sich nun auch die übrigen Vorhöfe besitzenden Homoiomeren an. Sie unterscheiden sich aber von ersteren dadurch, daß ihre Epidermiszellen in Höhen- und Tälerzüge angeordnet sind, ein Verhältnis, das in ausgebildeter Weise bei Rh. funalis auftritt, in geringerem Maße aber bei Rh. tucumanensis zu beobachten ist, die man deshalb als Uebergangsglied auffassen kann. Sie besitzt in der Hauptsache ebene Epidermis, doch finden sich häufig unregelmäßig verlaufende Tälerzüge. Denken wir uns diese Tälerzüge regelmäßiger werden, so haben wir Formen wie Rh. Lindbergiana, Rh. floccosa und Rh. funalis. Bei diesen Arten weicht die Epidermis am meisten von der gewöhnlichen Ausbildung ab.

Die andern homoiomeren Arten haben weniger ausgebildete Höhenzüge und Spaltöffnungen ohne Vorhöfe. Denken wir uns bei Formen wie Rh. puniceo-discus, die auch in Reihen angeordnete Epidermiszellen besitzen, die Reihenentwicklung stärker ausgeprägt, so haben wir Höhenzuggebilde vor uns, wie wir sie bei Rh. conferta finden. Wir werden also wohl an Arten wie Rh. chrysocarpa diese andere Gruppe der Teretes anschließen können. Es werden sich zunächst

Formen anreihen lassen, die wie Rh. micrantha, Rh. Neves-Armondii, Rh. erythrocarpa weniger entwickelte Höhenzüge haben. Daran würden sich dann weiter Rh. conferta, Rh. Cassytha mit ihren stärker ausgebildeten Höhenzügen reihen.

An solche Arten schließt sich nun auch vermöge der Höhen- und Tälerzüge Rh. mesembryanthemoides, die sich nur in der verschiedenen Ausbildung der Sprosse von diesen tereten homoiomeren Arten unterscheidet.

Die andern heteromeren Arten, die keine Kristallzellen besitzen, werden wohl in die Nähe der Rh. clavata zu stellen sein, an die Rh. Saglionis und Rh. gracilis anzureihen wäre.

Die übrigen heteromeren Teretes besitzen in der Epidermis Kristallzellen. Die Epidermiszellen sind an den runden Sprossen in Reihen angeordnet. Die ersten Glieder dieser Entwicklungsreihe zeigen noch keinen ausgesprochenen Unterschied der Sprosse. Wir haben sie aber wegen des Besitzes von Kristallzellen zu dieser Gruppe gerechnet.

Denken wir uns bei Arten wie Rh. puniceo-discus Kristallzellen in der Epidermis auftreten, so haben wir Formen vor uns, die Rh. minutiflora, Rh. virgata entsprechen, die noch keinen ausgesprochenen Unterschied der Sprosse aufweisen.

An Rh. virgata schließen sich dann die übrigen Heteromeren an. Es bildet sich immer mehr der Unterschied der Sprosse heraus. In dieser Hinsicht bilden dann Rh. suarensis, Rh. zansibarica, Rh. tetragona, Rh. penduliflora, Rh. capilliformis, Rh. cribrata var. filiiformis eine aufsteigende Reihe.

Es bleibt also nur noch übrig die Anordnung der Alatae und des Lepismiums zu geben.

Diese beiden Gruppen zeigen äußerlich in der Sproßform große Aehnlichkeit. Dies wird noch dadurch erhöht, daß bei beiden auch die Richtung der Spaltöffnungen auf den breiten Flügeln eine wechselnde ist, während sonst in der ganzen Gruppe der Rhipsalideen eine einheitliche Orientierung der Spaltöffnungen vorhanden ist. Doch sind beide Gruppen wesentlich dadurch verschieden, daß bei den alaten Rhipsalis-

Arten die Spaltöffnungen über der Mittelrippe horizontal, bei Lepismium aber vertikal gestellt sind. Außerdem besitzen die alaten Rhipsalis-Arten begrenztes Sproßwachstum, während den Lepismium-Arten unbegrenztes zukommt. Von den beiden Gruppen, die also nahe Beziehungen zueinander aufweisen, stellt nun Lepismium zweifellos die ursprünglichere Form dar. Sie zeigt nämlich noch große Aehnlichkeit mit gewissen Cereus-Arten, was schon daraus hervorgehen dürfte, daß manche Lepismium-Arten noch bei Cereus standen, als schon die Gattung Lepismium aufgestellt war. Als typische Lepismium-Arten wären wohl Lep. sarmentaceum, Lep. Myosurus an den Anfang zu stellen; da alle ihre Sprosse unbegrenztes Scheitelwachstum haben. Die übrigen Lepismium-Arten lassen nun Beziehungen und Uebergänge zu den alaten Rhipsalis-Formen erkennen. Dies zeigt sich zunächst darin, daß nur noch ein Teil der Glieder unbegrenzt zu wachsen vermag, so bei Lep. radicans. Aehnlich verhalten sich Lep. Warmingianum und Lep. lineare, so daß diese wohl zu der Gruppe der alaten Rhipsalis-Arten überleiten, die keine dickwandigen Parenchymzellen in Mark und Rinde führen, und deren Sproßsystem meist aus verschieden gestalteten Sprossen besteht. Bei diesen hätten wir dann die Reihe Rh. Tonduzii, Rh. spec. Raap, Rh. ramulosa, Rh. coriacea, Rh. jamaicensis, Rh. Boliviana, Rh. Houlletiana, Rh. Regnellii.

In den übrigen alaten Arten, die in Mark und Rinde dickwandige Parenchymzellen führen, und deren kräftige Sprosse meist nicht so stark verzweigt sind, leitet vielleicht das auch schwach gegliederte Lep. gonocarpum über.

In diese Gruppe ist auch die mit Kristallzellen versehene Rh. robusta zu rechnen, da sie in ihren sonstigen Eigenschaften mit diesen übereinstimmt.

Auch Rh. monacantha nimmt durch den Besitz von großen Stacheln eine etwas vereinzelte Stellung ein. Wegen ihrer sonstigen Eigenschaften werden wir sie aber in die 2. Gruppe stellen dürfen.

## Geographische Verbreitung. Epiphytische Anpassung.

Während im allgemeinen das Verbreitungsgebiet der einzelnen Kakteen beschränkt ist, besitzt die Gruppe der Rhipsalideen durch die weite Verbreitung der Gattung Rhipsalis ein ausgedehntes Siedlungsgebiet. Sie findet sich hauptsächlich in Südamerika und hier ist es besonders Südbrasilien, in dem die meisten Rhipsalis-Arten zu Hause sind. Außerdem kommen in den übrigen Staaten von Südamerika, auch in denen von Mittelamerika, Westindien und Mexiko Vertreter dieser Gattung vor. Manche von ihnen sind in ihrem Vorkommen auf ein enges Gebiet beschränkt, während andere eine größere Verbreitung aufweisen. Ihre Ausdehnung hängt eng mit den klimatischen Bedingungen zusammen, da durch diese das Gebiet der Urwälder bedingt ist, die fast allein den Rhipsalideen zusagende Lebensbedingungen bieten.

Lange nahm man an, daß die Rhipsalideen nur auf Amerika beschränkt seien. Es wurde daher die Richtigkeit der ersten Angaben über das Vorkommen von Rh. Cassytha in Afrika bezweifelt, bis sie mit Bestimmtheit in Kamerun und Mauritius nachgewiesen wurde. Später fand man eine Reihe von anderen Formen, die bis jetzt nur für Afrika bekannt geworden sind. Alle dort gefundenen Arten gehören zu der Gruppe der Teretes, und zwar sind sowohl Homoiomerae als auch Heteromerae darunter vorhanden. Die aus Afrika beschriebenen Arten sind: Rh. madagascariensis, Rh. suarensis, Rh. comorensis, Rh. zansibarica, Rh. erythrocarpa, Rh. Cassytha. Davon gehört nur die letztere Art auch Amerika an.

Roland-Gosselin identifiziert in Bull. de la soc. bot. de France 4 s. 1912 alle in Afrika vorkommenden Rhipsalis-Arten mit Formen, die aus Amerika bekannt sind. So vereinigt er auch Rh. Lindbergiana und Rh. erythrocarpa. Es

zeigte sich aber an authentischem Material dieser beiden Arten, daß sie, obwohl äußerlich ähnlich, anatomisch wesentlich voneinander verschieden sind, und wir haben ja gesehen, daß bei den Rhipsalideen gerade die anatomischen Merkmale zur Unterscheidung verschiedener Formen gut zu verwenden sind. Bei den andern von Roland-Gosselin angegebenen Synonymen war eine Nachprüfung nicht möglich, da ganz zuverlässiges Material davon nicht zur Verfügung stand. Doch ist die Gleichsetzung, die er vornimmt, nicht sehr wahrscheinlich. Wir halten also nach dem bekannten Material an der Indigenität einzelner Rhipsalis-Arten in Afrika fest.

Ohne Zweifel ist die Besiedlung Afrikas mit Rhipsalis-Arten von Amerika aus erfolgt und wahrscheinlich von Brasilien aus über den atlantischen Ozean geschehen. Man kann wohl nicht ohne Grund annehmen, daß die klebrigen Samen durch Vögel über den Ozean verschleppt worden sind. Für eine solche Annahme ist nun vor allem wichtig, daß, wie K. Schumann angibt, zwei Baumenten (Dendrocygna viduata h. und D. fulva Gm.) in Brasilien, Peru, Cuba und in dem Verbreitungsgebiet der Rh. Cassytha in Afrika auftreten. Ebenso findet sich die Gattung Rhynchops in demselben Gebiet, ja noch weiter bis Ceylon und Hinterindien. Dazu kommt noch daß zwei Schnecken aus der Gruppe der Auriculiden, Melampus pusillus und M. coffea, die durch Eier verschleppt werden, an den Westindischen Inseln, der Ostküste von Südamerika und an der Westküste von Afrika auftreten, so daß also aus der Zoologie ein ähnlicher Fall von Verbreitung auf diesem Gebiet bekannt ist.

Es liegt nun die Vermutung nahe, daß vor langer Zeit die Westküste von Afrika zuerst von Amerika aus mit Rhipsalis-Arten besiedelt worden ist und daß sie von hier aus langsam bis nach der Ostküste und sogar weiter bis nach Ceylon vorgedrungen sind. Die in Afrika vorhandenen Formen stellen, bis auf eine, indigene Formen vor. Um diese Tatsache zu erklären, kann man sich denken, daß die West-

küste wahrscheinlich nur von einer Art besiedelt wurde und daß diese dann von hier aus die Wanderung nach dem Osten angetreten hat. Es ist nun sehr wahrscheinlich, daß sich auf diesem Wege unter den verschiedenen äußeren Bedingungen selbständige Formen gebildet haben, die zum Teil äußerlich sehr ähnlich sind, anatomisch aber gut zu unterscheiden sind. Sie stellen sicher verschiedene Formen, vielleicht sogar alle verschiedene Arten dar. Die von Rosen untersuchten Erophila-Arten (Bot. Ztg. 1889) zeigen auch einen so großen Formenreichtum und sie unterscheiden sich oft nur durch kleine, in den verschiedenen Entwicklungsstufen manchmal kaum wahrzunehmende Merkmale.

Von den afrikanischen Rhipsalis-Arten ist nun jedenfalls Rh. madagascariensis auf der niedersten Entwicklungsstufe. An sie reihen sich die andern an, und ergeben eine ähnliche Entwicklungsreihe wie die übrigen Arten. Es wird also durch eine Rh. madagascariensis verwandte, jetzt vielleicht nicht mehr vorhandene Art, die Besiedlung Afrikas erfolgt sein. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß in Afrika bis jetzt keine Alatae gefunden worden sind. Wenn sie wirklich nicht vorhanden wären, so würde dies auch für die Richtigkeit der früher entwickelten Annahme sprechen, daß die Alatae einen gesonderten Entwicklungsast darstellen.

Es sei nun noch eine kurze Bemerkung über die ökologischen Verhältnisse angeknüpft.

Die Rhipsalideen sind Epiphyten; nur wenige von ihnen kommen auch auf Felsen oder Schlackenhalden vor. Alle Epiphyten sind auf die Verbreitung der Samen durch Tiere oder den Wind angewiesen und diesem Umstand durch den Bau angepaßt. Erstere Einrichtung findet sich bei den Rhipsalideen. Die oft mit auffallenden Lockfarben versehenen Beeren enthalten einen Schleim, der durch seinen oft süßen Geschmack geeignet ist, Vögel anzulocken. Diese können die Samen verschleppen, entweder dadurch, daß sie dieselben im Kote entleeren oder daß die Samen am Gefieder hängen bleiben,

davon abgestreift werden oder mit der Feder abfallen. Besonders letzteres ist wegen der hohen Klebrigkeit des Schleimes sehr wahrscheinlich und käme für die Verschleppung auf größere Strecken in Betracht. Von der Klebrigkeit des Schleimes kann man sich leicht überzeugen. Bringt man nämlich Samen z. B. von Rh. rhombea mit dem sie umgebenden Schleim auf Rindenstücke, so hatten sie nach dem Trocknen so fest, daß man sie ohne Gewalt kaum entfernen kann. Der besonders klebrige Schleim von Rh. Cassytha erklärt die weite Verbreitung gerade dieser Art. Vielleicht wurde sie dadurch, unabhängig von der ersten Besiedlung Afrikas, später selbständig dorthin gebracht.

Als Epiphyten sind die Rhipsalideen gezwungen, sparsam mit dem Wasser umzugehen und sie haben deshalb, wie die übrigen Kakteen, xerophytischen Bau, was sich besonders in dem Verlust der Blätter und in der Ausbildung von Stammsukkulenz zeigt. Gegenüber den übrigen Kakteen zeigen sie nun aber Unterschiede, die mit den Lebensbedingungen im Urwald zusammenhängen. Während den meisten Kakteen eine Fülle von Licht zur Verfügung steht, haben die Rhipsalideen als Epiphyten nur geringen Lichtgenuß. Diesem Umstand müssen sie sich nun durch die Vergrößerung der Assimilationsfläche anpassen. Auf verschiedene Weise wird dies erreicht. Wie aus den morphologischen und anatomischen Verhältnissen hervorgeht, stammen die Rhipsalideen von cereusartigen Formen ab, die schwachkantige Sprosse besitzen. Kamen solche Formen als Epiphyten in den Urwald, so stellten die einen, die Alatae, die notwendige Assimilationsfläche durch Ausbildung blattartiger Sprosse her; andere die homoiomeren Teretes vergrößerten durch reichverzweigte Rundsprosse, die Heteromeren durch Ausbildung von Kurzsprossen ihre Assimilationsfläche. In beiden extremen Fällen, bei den reichverzweigten Alatae und den heteromeren Teretes, wurden dadurch die verloren gegangenen Blätter der Gestalt und Funktion nach ersetzt.

Zur Regelung des Wasserhaushaltes finden sich Einrichtungen, um 1. die Transpiration herabzusetzen, 2. das Wasser zu speichern.

Das erstere wird erreicht:

1. Durch die geringe Zahl von Spaltöffnungen. Nach Caspari kommen auf 1 $mm^2$ von

Rh. paradoxa 13
Rh. rhombea 8—9
Rh. floccosa 12 Spaltöffnungen.

2. Durch die teilweise Einsenkung der Spaltöffnungen.

3. Durch die oft sehr dicken Cutikularschichten und einen zusammenhängenden Wachsbelag.

4. Durch den teilweisen Verschluß von Spaltöffnungen an älteren Sprossen, und die Ausbildung von Kork.

5. Durch die Entwicklung von Kristallzellen in der Epidermis.

Das zweite wird erreicht:

1. Durch das allgemeine Vorkommen von großen Schleimzellen, die besonders in der Rinde stark entwickelt und die imstande sind, das Wasser rasch aufzunehmen und langsam abzugeben.

2. Durch die Entwicklung des Hypodermas.

Außerdem sind die Rhipsalideen befähigt, Trockenheit und damit verbundenes Schrumpfen zu ertragen.

## Literaturübersicht.

In der älteren Literatur begegnen uns wenige Angaben, die auf die Anatomie der Rhipsalideen ausführlich und im Zusammenhang eingehen. Außer einigen zerstreuten Bemerkungen über die Anatomie der Kakteen findet sich 1839 die erste größere zusammenhängende Arbeit von Schleiden[1]), in der aber auf die Verhältnisse der Rhipsalideen nicht näher eingegangen wird. Auf diese Arbeit folgt 1874[2]) die ausführliche Darstellung Vöchtings, in der alle ihm zugänglichen Arten mit Genauigkeit untersucht wurden. 1883 geht Caspari[3]) ausführlich auf Rhipsalis ein. Er gibt in seiner Arbeit besonders auch Zahlenangaben über die Art und Größe der Trichomgebilde und Spaltöffnungen bei dieser epiphytischen Kakteengruppe. Lauterbach[4]) untersucht 1889 in einer alle Kakteengruppen umfassenden Arbeit das Vorkommen und die Verteilung der Sekret- und Schleimzellen bei den Rhipsalideen. 1894 stellt Ganong[5]) in seiner auch die ganze Kak-

1) Schleiden, Anatomie des Cactées. Mém. Acad. d. sc. de St. Petersburg. Ser. 6. T. IV. 1839.

2) Vöchting, H., Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. Pringsh. IX. 1874.

3) Caspari, H., Beiträge zur Kenntnis des Hautgewebes der Kakteen. Diss. Halle 1883.

4) Lauterbach, C., Untersuchungen über Bau und Entwicklung der Secretbehälter bei den Cacteen unter Berücksichtigung der allgemeinen anatomischen Verhältnisse der letzteren Bot. Centr XXXVII. 1889.

5) Ganong, F. W., Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Biologie der Cacteen. Flora 1894. Erg.

teenfamilie vergleichend anatomisch behandelnden Arbeit die Teilung des exogen angelegten Achselsprosses bei Rh. pulvinigera fest, und schließt daraus auf die allgemeine Verbreitung dieses Vorgangs bei den Rhipsalideen. Die Entstehung und Einbettung dieser exogen angelegten Achselsprosse war schon von Vöchting bei Rh. Cassytha und Lep. radicans in allen Stadien verfolgt worden. Er hatte aber für andere Achselsprosse eine endogene Entstehungsweise angenommen. 1911 untersucht Bédélian [1]) auch die Anatomie einiger Rhipsalideen vom biologischen Gesichtspunkt aus.

1) Bédélian, I., Recherches anatomiques sur les Cactées au point de vue de leur adaptation au climat sec. Nuovo Giornale Botanica Italiano. N. S. 1911. 9.